АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Серия «Человек и окружающая среда»

Основана в 1973 году

Л. Г. Бурова

ЗАГАДОЧНЫЙ МИР ГРИБОВ

Ответственный редактор
М. В. ГОРЛЕНКО

МОСКВА «НАУКА»
1991

ББК 42.349
Б 90
УДК 582.28

Рецензенты:
Л. В. Гарибова, И. А. Дудка

Бурова Л. Г.

Б 90 Загадочный мир грибов.— М.: Наука, 1991.— 97 с.: ил.— (Серия «Человек и окружающая среда»).
ISBN 5-02-004624-8

В книге приводятся сведения, знакомящие читателей с эволюцией, экологией и использованием в народном хозяйстве, практике и медицине шляпочных грибов-макромицетов. Рассмотрены вопросы их происхождения, трофической специализации, фенологии, их роль в круговороте веществ и энергии в лесных сообществах, польза и вред.

Она предназначена для широкого круга читателей, любителей-грибников, биологов, биогеографов, учителей.

Б $\frac{1901000000\text{-}044}{054(02)\text{-}91}$ 82-90 НП ББК 42.349

ISBN 5-02-004624-8
© Издательство «Наука», 1991

Памяти
В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса

От автора

В этой книге речь пойдет о грибах, о тайнах их жизни. Так называемые высшие грибы, выделяемые в последнее время вместе с «низшими» в отдельное царство, оказались сейчас в невыгодном положении. С одной стороны, многие знают, где, когда и в каких лесах их можно много собрать, какие грибы нельзя собирать (они ядовиты и ими можно отравиться), с другой — даже биологи мало осведомлены о них. Исключение составляет небольшое количество специалистов, называемых микологами. Их у нас в СССР немногим более 100 человек.

Все грибы: и те, о которых пойдет речь в этой книге, и те, которые можно увидеть только под микроскопом, — совершенно удивительные представители жизни на Земле. До сих пор о происхождении грибов и их эволюции мы знаем очень мало. Их можно с полным правом назвать космическими пришельцами. Знать необходимые для каждого человека сведения о грибах нужно потому, что в самом ближайшем будущем стремительно возрастет вмешательство грибов в нашу жизнь, так же стремительно, как возрастает техногенное воздействие на окружающую нас природу.

Мне, как автору этой книги, очень хотелось, чтобы читатели имели ясное представление о том, что же такое любимые нами грибы? Как и где они живут, где их можно собирать, а где даже такие благородные их представители, как белые, грузди, рыжики, могут вызвать тяжелейшие отравления; какую пользу и какой вред могут нанести людям объекты «тихой охоты»?

Знаете ли вы, например, что свинушка, о которой очень много писали, оказывается токсичной только в местах загрязнения промышленными отходами, вдоль шоссейных и железных дорог, а также в городах. Это касается не только свинушки, но и шампиньонов и других грибов, собираемых в парках, садах городов, всех овощей и фруктов, произрастающих в подобных местах.

Грибы — индикаторы различной степени антропогенной нагрузки на леса. Наличие, например, большого количе-

ства и видового разнообразия сыроежек указывает на то, что вытаптывание в березняках Подмосковья достигло предельно допустимых норм.

Грибы (18 видов) занесены в настоящее время в Красную книгу СССР. Они нуждаются в охране: съедобные и ядовитые, а в особенности те, которые имеют причудливые и декоративные формы и окраску.

В нашей стране на душу населения приходится около 30 кг/год грибов, однако потребляется менее 1 кг/год. Остальные грибы первой категории остаются несобранными в лесах. Для того чтобы мы находились на среднем уровне потребления грибов в Европе, необходимо рациональное размещение грибозаготовочных пунктов. Это мероприятие не требует больших материальных затрат.

Первая заповедь грамотного «грибника» — не собирать не знакомых Вам грибов, вторая — не собирать грибы, ягоды, плоды в местах, подверженных загрязнению промышленными отходами; третья — внимательно читать книги о грибах, а не просматривать только «картинки».

В написании этой книги неоценимую помощь оказали родные и близкие для меня люди. Их очень много! Нет надобности перечислять их поименно, но особую благодарность я выражаю моему сыну А. Г. Бурову, докторам биологических наук Н. М. Черновой, А. И. Уткину, кандидатам биологических наук Э. Л. Нездойминого, П. В. Гордиенко, М. М. Гьошевой-Богоевой, старшим лаборантам А. Н. Кузнецову, А. Ю. Семашко и др.

В царстве грибов

Среди огромного разнообразия жизни на Земле мы видим во все времена года на деревьях копытообразные наросты, а на валежных стволах с ранней весны и до поздней осени «живут» мхи, лишайники и чрезвычайно разнообразный мир грибов. К настоящему времени насчитывается около 100 тыс. видов высших грибов, но и это не предел! Вполне вероятно, что их гораздо больше, так как ежегодно описывают новые виды и формы. Не следует забывать, что бо́льшая часть суши и моря совсем не исследованы «флористически» (т. е. здесь не выявлен видовой состав грибов). Во многих районах Вьетнама, Кореи, Лаоса и других регионах после ведения в них войн возникло огромное количество мутантов, а поскольку войны на земле до сих пор не прекращаются, можно себе представить, что при применении современных видов оружия количество новых видов грибов будет неуклонно возрастать. Поэтому необходимо в кратчайшие сроки всем людям Мира сесть за круглый стол и проанализировать, до чего же человечество довело нашу землю, и, естественно, принять срочные меры по спасению оставшегося пока органического мира на нашей земле.

Коснемся кратко истории происхождения и изучения грибов. Грибы расселены по всему земному шару. Споры их в бесчисленном количестве заполняют воздух, воду и землю. Богаче всех грибами жаркие тропические страны (влажные тропические леса). Однако лучше изучены в микологическом отношении территории стран умеренного климата (Европа, Северная Америка). В странах Западной Европы обнаружено более 5 тыс. видов грибов.

Большинство грибов невидимы простым глазом, и только сильное увеличение микроскопа позволяет нам увидеть их, проникнуть в тайны их жизни. Оказалось, что у всех грибов одинаковый принцип строения. Плодовые тела грибов «прорастают» не из семени, как это считалось ранее, а из мельчайших спор, поэтому они относятся к споровым организмам, как, впрочем, мхи и лишайники. Если у цветковых растений в семени всегда можно различить зачатки стебля, листа и корня, то у грибной споры ничего этого

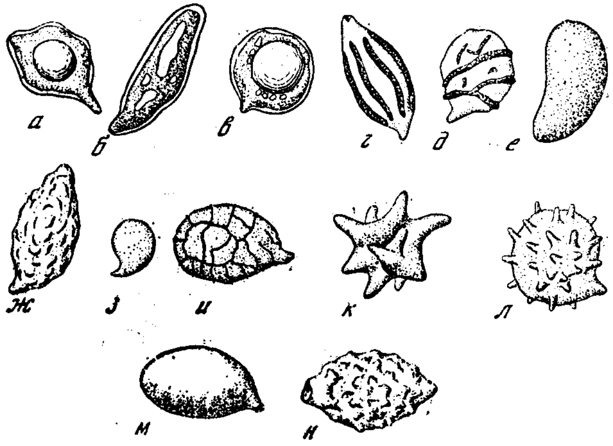


Рис. 1. Форма спор

а — угловатая; *б* — веретеновидная; *в* — шаровидная; *г, д* — ребристая; *е* — фасолевидная; *ж* — лимоновидная; *з* — каплевидная; *и* — сетчатая; *к* — бугристая; *л* — шиповатая; *м* — гладкая; *н* — бородавчатая

нельзя обнаружить, так как она представляет собой обычно обыкновенный «пузырек, заполненный жидкостью». Такая спора, попадая в подходящие для нее условия обитания, питаясь подходящим для нее субстратом, начинает постепенно развиваться, т. е. «прорастать». Споры по форме, структуре, цвету могут быть самыми различными (рис. 1). Многообразие форм спор может дать отдаленное представление о разнообразии самих грибов. Стоит лишь войти в лес и внимательно взглянуть вокруг себя, как вы увидите, какие могут быть грибы, удивительные, неповторимые, не похожие ни на кого!

Макромицетами называют группу высших грибов, имеющих крупные плодовые тела различной формы (шляпковидная, шаровидная, в виде звезд, кустиков и т. д.). Они относятся к двум классам грибов — базидиальным (Basidiomycetes) и сумчатым (Ascomycetes). Обычно грибом называют плодовое тело (карпофор) макромицетов, не учитывая того, что основная, рабочая часть его скрыта от нас под слоем опавших листьев и веток, в гумусовом слое, подстилке, почве, древесине. Иногда мицелий — функциональная часть гриба — расположен внутри опавших иголочек хвойных пород, листьев деревьев и кустарников, внутри упавших стволов и ветвей деревьев, одним словом, мицелий различных грибов пронизывает любой субстрат в лесу, на лугах и полях. Грибница, или мицелий, состоит из тончайших нитей (гифов), переплетающихся в субстрате в виде паутины. По своему происхождению грибница вторична, потому что образуется в результате слияния первичного мицелия, возникшего из двух разнополых прорастающих спор. На определенном этапе своей жизни из гиф мицелия образуется (возникает в месте уплотнения «паутины») крохотный узелок — так называемый примордий, из которого при определенных благоприятных сочетаниях тепла и влаги за сравнительно короткий период развивается плодовое тело гриба. Оно представляет собой плотно сплетенные гифы (ложную ткань). Особенности морфологического и анатомического строения грибов являются основой для их определения, т. е. основой систематики грибов (Жизнь растений, 1976).

У многих видов макромицетов (агариковых, части афиллофоровых, пецициевых) плодовое тело состоит из шляпки и ножки. Шляпки очень разнообразны по величине, форме, окраске, размеры их варьируют от нескольких миллиметров до десятков сантиметров в диаметре. Форма шляпки в зависимости от фенологии, характера погоды, местообитания и т. д. меняется по мере роста и развития гриба. У молодых плодовых тел она обычно бывает конической, полушаровидной, яйцевидной или цилиндрической, а с возрастом становится колокольчатой, плоской, воронковидной и т. п. Неодинаков у различных видов и край шляпки. Цвет шляпок очень разнообразен и меняется в зависимости от комплекса факторов местообитания. Иногда вследствие различной интенсивности окраски на поверхности шляпки обособляются концентрические зоны, имеющие важное таксономическое значение. У некоторых видов шляпка пропитана водой и почти прозрачна, такие шляпки называют гигрофанными.

Консистенция плодовых тел макромицетов также необычайно разнообразна: от мягкомясистой до деревянистой и кожистой. Мякоть шляпок грибов бывает ломкая, упругая, рыхлая или волокнистая, толстая или тонкая. У мякоти имеется определенный вкус (пресный, сладкий, горький, кислый, острый, жгуче-едкий и т. д.) и запах — фруктовый, мучной, редечный, селедочный, кумариновый и т. п. У представителей рода груздей в мякоти содержится млечный сок — сладковатый или жгуче-едкий. На воздухе его окраска изменяется, становясь лиловой, белой, бесцветной; эти особенности являются таксономическими для грибов указанного рода. Окраска мякоти у них неяркая —

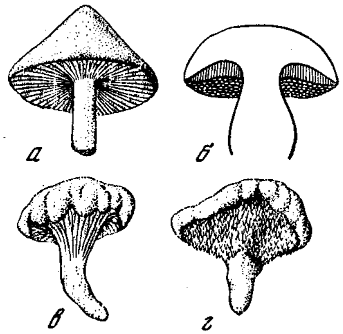


Рис. 2. Тип гименофора

а — пластинчатый;
б — трубчатый;
в — складчатый;
г — шиповатый

от чисто белой до желтой, красноватой, серой или фиолетовой.

Немаловажным систематическим признаком, как и все предыдущие особенности морфологии и анатомии грибов, является нижняя поверхность шляпки — гименофор, который несет на себе функцию кладовой спорового порошка. По форме он бывает трубчатым, как, например, у белого гриба, масленка, подберезовика, или пластинчатым — у рыжиков, сыроежек, волнушек, шампиньонов, рядовок и т. д. У пластинчатого гименофора пластинки бывают свободными или приросшими, низбегающими по ножке, редкими или частыми, прямыми или разветвленными. Если положить свежесрезанную шляпку гриба на листок бумаги (светлый или, наоборот, темный), то через несколько часов можно получить отпечаток спорового порошка и по нему узнать структуру и морфологию гименофора. Пластинки различаются также окраской, изменяющейся с возрастом плодового тела гриба.

Трубчатый гименофор, как и пластинчатый, прикрепляется к ножке различными способами (рис. 2). Гименофор трубчатых грибов различается по цвету, размеру и форме пор — отверстий трубочек. Поры бывают округлые, овальные, угловатые, мелкие или крупные. Трубчатый слой у одних видов легко отделяется от мякоти шляпки, а у других снимается с трудом. Складчатый гименофор сходен с пластинчатым, но складки обычно бывают толще пластинок (у лисичек). Существует еще шиповатый гименофор, он состоит из шипиков на нижней поверхности шляпки, его можно увидеть у таких распространенных видов грибов, как, например, ежовик настоящий, коралловый.

Спороносный слой — гимений — у базидиальных грибов состоит из базидий со спорами и стерильных элементов,

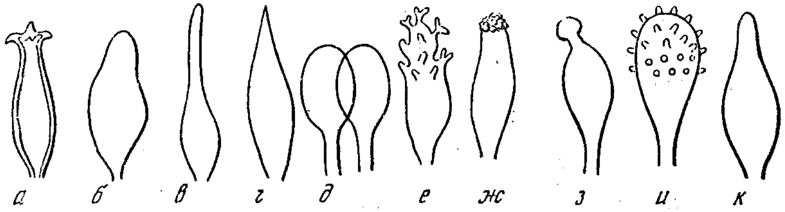


Рис. 3. Форма цистид

а — гарпуновидная; *б* — мешковидная; *г* — ланцетовидная; *д* — пузыревидная; *е* — отросчатая; *ж* — с кристалликами; *з* — головчатая; *и* — с выростами; *к* — бутыльчатая

называемых в микологии цистидами; у сумчатых грибов — из сумок со спорами и стерильных апофиз. Споры различаются по форме, характеру поверхности и многим другим признакам (рис. 1). Цистиды, как и споры, характеризуются определенными морфологическими признаками (рис. 3).

Спороносный слой у некоторых видов грибов в начале их развития прикрыт тонким пленчатым покрывалом, общим или частным, иногда оно выглядит, как паутинка на концах шляпки и ножке гриба (род паутинники). У зрелых карпофоров покрывало разрывается и сохраняется в виде лоскутков на шляпке (мухоморы), либо на ножке в виде кольца (шампиньоны). У некоторых видов имеется как общее, так и частное покрывало, у других — только одно.

Грибница макромицетов, накопив достаточное количество питательных элементов и энергии, образует плодовое тело гриба. Плодоношение, или плодообразование, грибов зависит от целого ряда факторов, но в микологии принято считать, что ведущими факторами при этом процессе выступает гидротермический режим местообитания. Подавляющее большинство макромицетов плодоносит при влажности субстрата не ниже 50%. Избыток влаги, как и ее недостаток, отрицательно влияет на рост и развитие грибов.

Сроки плодоношения грибов (фенология) зависят не только от условий внешней среды, но и от биологических свойств и ритма развития самого гриба (биоритма). В зависимости от погодных условий период плодообразования грибов ускоряется или замедляется; если в подходящие для грибов сроки их плодоношения нет необходимых условий, то образование карпофоров задерживается иногда на несколько лет.

Грибы: животные или растения?

Что же или кто же грибы? Животные они или растения?

Человек издавна использовал часть грибов-макромицетов как продукт питания. На Руси собирали грузди, рыжики, волнушки на засолку в сыром, исконно русском, способе заготовки грибов. Теперь груздей и рыжиков становится все меньше и меньше, а ведь каких-то 100 лет назад Россия была основным поставщиком соленых рыжиков за границу. Казна имела немалый доход от продажи знаменитых русских рыжиков. Особенно славились грибным промыслом центральноевропейские губернии России (Костромская, Вологодская, Архангельская). Центром торговли грибов считался г. Судиславль (Костромская обл.). «Лесные люди» – заготовители грибов, уходившие на весь грибной сезон в леса, числились богатыми, так как грибной налог с одного человека за лето брали по 30 коп., а выручали за сезон семьи до 200 руб. и более. Чтобы понять, насколько было распространено в России грибное дело, достаточно сказать, что незначительный налог давал царской казне до полумиллиона рублей в год. В монастырях посты сопровождались постной, в частности грибной, диетой, монастырские рыжики определенного размера, засаливаемые сырыми в бутылях, заказывали на царские и королевские столы и импортировали в большом количестве в Англию, Францию и в другие страны. Кулебяки с грибами были излюбленным кушаньем на Урале, в скитах и в ресторанах крупных городов. Сейчас стали восстанавливать традиции русской кухни во многих городах СССР, но только в глухих деревнях Центральной и Северной России до сих пор помнят и знают, как и каким образом заготавливать грибы, ягоды, овощи и фрукты для зимнего их хранения. К сожалению, старожилов в таких деревнях от года к году становится все меньше, а интересы молодежи сводятся теперь совсем к другим проблемам, очень далеким от грибов.

Долгое время микологами, лихенологами, биологами велись жаркие споры о том, к какому царству надо относить грибы. Издавна натуралисты всего мира относили их то к минералам, то к животным или растениям, но все они долгое время считали грибы исчадием ада. Поэтому с грибами связаны легенды, сказания, небылицы во многих странах земного шара. Например, понятие «ведьмины круги» на Руси связывали с местом сбора ведьм. Многочисленны и случаи отравления грибами, случайные или

умышленные. Вы о них наверняка читали или слышали. Мухоморами грибы названы тоже не напрасно. До сих пор в деревнях летом ставят блюдца с подслащенной водой и кусочками сырого красного мухомора; насекомые, напившись такой воды, погибают в большом количестве. Заметим, что это биологические меры борьбы с вредителями, а не химические, употребляемые сегодня (дезодорирующие средства против кровососущих). В природе все сбалансировано: для каждого хищника находится жертва, а на жертве в большом количестве поселяются паразиты; поедая жертву, хищник одновременно потребляет или приобретает и вредителей последней. Однако когда заболевают животные (собаки, кошки, олени), они ведь не пользуются химическими средствами, а уходят в леса, луга, поля и находят только им известные лекарства – травы, грибы и пр. Это разумные, запрограммированные в них генетически, меры борьбы с болезнями.

Итак, грибы обладают специфическими свойствами, не позволяющими отнести их безоговорочно ни к растениям, ни к животным. Скорее всего, они образуют отдельное царство организмов, сочетающих в себе признаки одних и других. С растениями их сближают: строение клеточной стенки и наличие в ней гемицеллюлозы, целлюлозы и пектиновых веществ (у отдельных представителей); способ питания – поглощение питательных веществ из раствора через клеточную стенку (а не заглатывание пищи, присущее животным); способ размножения – спорами; верхушечный и неограниченный рост; наличие поперечных перегородок между клетками. Однако много общего у грибов и с животными, а именно: гетеротрофный тип питания, т. е. отсутствие хлорофилла, и неспособность синтезировать органические вещества из неорганических; наличие хитина в клеточной стенке; образование мочевины в процессе обмена веществ; синтез запасного питательного вещества – гликогена; необходимость в витаминах для осуществления процессов жизнедеятельности. Сочетание указанных признаков позволяет предположить, что грибы произошли от древнейших предков – обитателей первичных водоемов на земле, бесцветных примитивных одноклеточных жгутиковых организмов, среди которых не было четкого разделения на животных и растений. К сожалению, палеомикологических данных недостаточно для однозначного решения вопроса об их происхождении и дальнейшей эволюции. Самые древние палеонтологические находки грибов или их предков датируются возрастом 850–

950 млн лет (в пределах архейской эры). 600 млн лет назад (кембрийский период палеозойской эры) грибы как представители отдельного царства вполне сформировались и достигли своего расцвета в каменноугольном периоде (285—350 млн лет назад). К этому времени грибы уже разделились по типу питания на паразитов, сапротрофов и микоризообразователей, т. е. на основные группы, наблюдаемые нами в настоящее время. Логично предположить, что специализация последней группы (микоризообразователи), к которой относятся большинство съедобных и ядовитых макромицетов (шляпочные грибы), произошла в связи с возникновением и широким распространением наземной древесной растительности. С тех давних пор симбиоз растений и грибов в форме микоризы прошел длительную совместную эволюцию, превратившись в облигатный или факультативный (в зависимости от условий местообитания и исторических изменений последних).

Несмотря на явную специфику грибов, все-таки до сих пор нет единого мнения о принадлежности их к отдельному царству, и только дальнейшие исследования на современном научном уровне (биохимические, цитологические, генетические) с применением электронного и сканирующего микроскопирования смогут определить их место в системе органического мира.

Экологические группы грибов

Экологические группы грибов — понятие не таксономическое. В процессе эволюции у грибов, характеризующихся развитым генетическим и биохимическим адаптивным аппаратом, сложились тесные взаимосвязи с автотрофными организмами. Это в основном и определило их пространственное распределение и разделение на экологические группы. Критерии выделения экологических групп до сих пор вызывают многочисленные дискуссии микологов.

Пищевые связи макромицетов в лесных сообществах, как правило, определяют их экологические особенности, поэтому в данном случае можно говорить об экологических группах грибов, равнозначных трофическим. Выделяемые отечественными и зарубежными микологами, экологические группы грибов, приуроченные к субстрату или симбиотрофно связанные с растениями без учета местообитания, правильнее было бы назвать трофическими, поскольку экология большинства видов грибов пока что не изучена, и отчасти поэтому до сих пор в микологии нет унификации в названии экологических групп грибов. Трудности в определении экологических групп шляпочных грибов объясняются еще и тем, что большая часть грибов либо мобильна в отношении типа питания (не облигатна), либо, сохраняя его, может образовывать плодовые тела в различных по экологической обстановке условиях, в не типичных для гриба местах. Так, например, обычные в переувлажненных местообитаниях (заболоченные сосняки, березняки, ельники) микоризные грибы — свинушка тонкая, желчный гриб и некоторые другие виды — визуально могут быть отнесены к деревообитающим грибам, так как их плодовые тела встречаются на пнях и кочках, образованных на месте упавших или сломанных деревьев. Однако при этом связи между корнями живых деревьев и мицелием грибов не теряются, поэтому трофически (по типу питания) они, безусловно, относятся к микоризообразующим грибам, а топически (по условиям местообитания) — к деревообитающим (ксилотрофам).

В литературе имеются сведения о грибах, способных образовывать плодовые тела наравне с симбиотрофным типом питания сапротрофно (т. е. без связи с корнями деревьев), и таких грибов выявлено немало. По-видимому, это явление в природе распространено гораздо шире, чем предполагалось ранее. Интересно, что вынуждает гриб менять тип питания: условия местообитания для самого гриба или нарушение взаимосвязей с растениями? По нашим наблюдениям, в неблагоприятных для деревьев условиях, например в сфагновых сосняках и березняках, в лесах, находящихся на границах географического распространения, в искусственных лесных насаждениях, растущих в условиях нелесной зоны (лесозащитные полосы в степях, полупустынях), такие грибы, как свинушка тонкая и лаковица, ведут себя как истинные микоризообразователи. В лесных сообществах, находящихся в оптимальных (благоприятных) для деревьев условиях местообитания, они меняют тип питания на сапротрофный. Только планомерные и длительные наблюдения за грибами в природных условиях могут дать ответ на вопрос, к какой экологической группе они относятся в каждом конкретном случае.

Симбиотрофные макромицеты (микоризообразователи)

Макромицеты, образующие микоризу на корнях деревьев и кустарников, составляют 40% от общего количества шляпочных грибов, известных в настоящее время. Термин «микориза» («грибокорень») был введен профессором Берлинского университета А. В. Франком в 1885 г., однако первые попытки научного объяснения этого широко распространенного в природе явления принадлежат профессору Новороссийского университета Ф. М. Каменскому. Мицелий гриба, находящийся в почве, плотным чехлом, состоящим из переплетенных гиф, окутывает мелкие корни и корневые волоски растений, во много раз увеличивая площадь питания и водоснабжения последних. Большинство наших растений (травянистых, кустарников, деревьев), за исключением водных, образуют микоризу. Под влиянием гриба корни растений претерпевают ряд морфологических и анатомических изменений, не приносящих вреда своему симбионту. Микоризы разнообразны по своему строению и функциям. Для древесных растений характерны так называемые эктотрофная и эктоэндотрофная микоризы. В первом случае гифы гриба образуют чехол на наружной поверхности корней растений, от него ответвляются свободные гифы, аналоги корневых волосков, во втором — гифы гриба не только оплетают корень, но и проникают в межклеточное пространство корней, образуя подобие сети (сеть Гартига), и даже внутрь клеток коровой паренхимы, никогда, впрочем, не проникая во внутренние ткани — центральный цилиндр корня и меристему.

Многие необходимые растениям элементы питания прочно связаны в почве и не используются ими. Таковы, например, некоторые соединения фосфора, кальция, калия, азота. И если бы не широко распространенное в природе сожительство корней высших растений с микоризными грибами, существенно облегчающими растениям добычу воды и минеральных веществ из почвы, минеральный голод растений не был бы редкостью. До сих пор обсуждается вопрос о возникновении симбиоза грибов и растений. В настоящее время из многочисленных взглядов на эту проблему сложилось два направления: одни рассматривают взаимоотношения симбионтов как мутуалистический паразитизм, в основе которого лежит предположение о нападении гриба как паразита на растение и выработка

со стороны последнего защитных реакций, контролирующих развитие гриба; другие считают, что отношения организмов представляют собой случай мутуалистического симбиоза, в котором сапротрофный гриб в силу своей неспособности конкурировать с почвенными микроорганизмами за питательные вещества (особенно углеводы) вынужден вступать в сожительство с растениями, от которых он и получает часть необходимых для жизнедеятельности элементов питания. Поскольку изучение микоризы большей частью проводится в экспериментах с культурами грибов, вопрос о происхождении симбиоза вряд ли может быть решен в ближайшее время, так как при подобных методах исследования полностью исключаются взаимоотношения между организмами в ризосфере (прикорневой области) растений, определяющие поведение гриба в естественных условиях. Обе точки зрения на происхождение микоризы объединяет признание положительной роли грибов в процессах снабжения симбионта питательными веществами и водой.

На современном этапе изучения микоризы роль грибов в этом явлении сводится к четырем основным функциям.

1. Перевод азотсодержащих соединений гумуса в усвояемую для растений форму. Впервые высказанная А. В. Франком гипотеза об этой функции гриба была в дальнейшем подтверждена многочисленными экспериментами методом радиоактивных изотопов.

2. Микоризные грибы участвуют в снабжении растений фосфором, кальцием, калием — элементами, необходимыми для жизнедеятельности автотрофного симбионта. Фосфор является одним из источников энергии при биосинтетических процессах, протекающих в клетках; калий участвует в углеводном обмене растений. Только с помощью микоризы растение может усваивать соединения фосфора из труднорастворимых фосфорсодержащих минералов почвы. Извлеченные из субстрата они аккумулируются в микоризном чехле и при отсутствии в почвенном растворе доступного фосфора транспортируются в ткани растений. Таким образом, микоризообразующие грибы выступают в роли естественной кладовой источника энергии для автотрофа-симбионта.

3. Большим количеством полевых и лабораторных исследований была доказана роль микоризы в снабжении растений водой. Водоснабжающая функция грибов особенно необходима и важна в условиях недостаточной почвенной влагообеспеченности и засоленности почв. Микориза

в сотни раз увеличивает площадь питания и водоснабжения растений. Кроме того, более высокое, чем у корней, осмотическое давление в клетках гифов грибов позволяет растениям существовать в условиях физиологической сухости и на сильнозасоленных почвах. Поэтому микотрофия в таежных и аридных зонах (полупустыни, пустыни) является практически единственной формой почвенного питания древесных растений.

4. Одна из самых малоизученных функций микоризных грибов заключается в защите растений от патогенных (вредоносных) организмов. Данные некоторых исследований свидетельствуют о том, что гибель чистых культур сосны вызывается отсутствием в почвах микоризных грибов и развитием вследствие этого гриба Trametes radiciperta. Имеются сведения о макромицетах-симбиотрофах как активных антагонистах возбудителей корневой гнили древесных пород.

Микотрофное состояние деревьев в природных условиях расценивается в большинстве случаев нормальным и необходимым явлением, определяющим существование симбионтов. При этом оба организма находятся во взаимоотношении экологически облигатного симбиоза. Широко распространенная в природе микотрофность древесных пород является основой существования лесов практически во всех зонах умеренного климата. При изучении строения и развития микориз большинства деревьев обнаруживается почти полная идентичность в различных лесах, в связи с чем они объединяются в одну группу эктотрофных микориз. Она облигатна (обязательна) для представителей семейств сосновых, березовых и буковых. Образование эктотрофной микоризы придает древесным растениям черты гетеротрофности, так как под микотрофией имеют в виду поглощение только органической пищи из субстрата путем симбиотических взаимоотношений между грибом и деревом. Под автотрофией подразумевается поглощение чисто неорганической пищи корнями растений.

В связи с тем, что микоризообразующие грибы, как и сапротрофные, используют в качестве источника питания мертвое органическое вещество, встает вопрос о различиях этих групп. Функционирование микоризы как одной из форм проявления симбиотических взаимоотношений между организмами основано на получении грибом от растения (автотрофа) углеводов — источника энергии, а растение от гриба (гетеротрофа) получает элементы минерального питания, находящиеся в почве и подстилке в недоступном для растений состоянии. Большинство микоризных грибов в природных условиях необлигатно симбиотрофны и обладают свойствами сапротрофизма, например в стадии свободноживущего мицелия или отсутствия растения-симбионта. Исследований, раскрывающих принцип углеводного питания грибов в подобных ситуациях, пока что не проводили, по крайней мере в природных условиях. Высказывается мнение, что снабжение грибов углеводами в период отсутствия симбиотических связей с растением у микоризных грибов осуществляется путем потребления простых сахаров, высвобождающихся при разложении клетчатки, или вступлением в симбиоз с несвойственными для них партнерами. Вполне возможно, что микоризообразующие грибы (по крайней мере необлигатные) сохраняют какую-то независимость от растений в отношении углеводного питания, получая их из субстрата. Однако существует целый ряд фактов, подтверждающих, что микоризные грибы в корне отличаются от сапротрофных, не имеющих симбиотических взаимоотношений с автотрофными растениями. К этим фактам можно отнести следующие: только микоризообразующие грибы образуют индольные соединения, стимулирующие отток углеводов к корням деревьев (некоторые сапротрофные грибы если и образуют подобные соединения, то в неизмеримо меньшем количестве); микоризные макромицеты почти не обладают антибиотическими свойствами, но образуют ростовые вещества типа ауксинов; облигатные симбиотрофы не способны развиваться на целлюлозе без добавления легкодоступных источников углерода, т. е. не участвуют в противоположность сапротрофам в ее деструкции; у большинства микоризообразователей отсутствуют в ферментативном наборе гидролитические ферменты, в частности не синтезируется лакказа, необходимая для окисления лигнина; конечный продукт белкового обмена — мочевина — у облигатных микоризообразователей либо совсем не образуется, либо его количество не превышает 0,33% от сухого веса (у дереворазрушающих и подстилочных сапротрофных грибов содержание мочевины колеблется в пределах 0,33–7,5%); и наконец, микорозообразователи обладают более полноценным, чем сапротрофы, аминокислотным составом.

Интенсивность развития микоризы в естественных условиях прежде всего зависит от содержания в почве доступных для растений форм азота, фосфора, калия и степени освещенности местообитаний. Максимальное ее

развитие наблюдается при низких показателях концентрации или недостатке одного из названных элементов минерального питания и освещенности не ниже 12% от открытого места. В подобных условиях начинается процесс усиленной ассимиляции углеводов, притекающих к корням деревьев, что и стимулирует микоризообразование.

Итак, микоризообразующие грибы образуют специализированную экологическую группу макромицетов. Специфика ее заключается в симбиотических взаимоотношениях с высшими растениями, отсутствии ферментов, осуществляющих разложение целлюлозы и лигнина, и в более или менее выраженной энергетической зависимости гриба от симбионта — автотрофного растения.

Большинство собираемых нами в лесу съедобных грибов относятся к микоризообразователям-симбиотрофам. Это все трубчатые (болетальные) грибы — белые, подосиновики, подберезовики, маслята, моховики, дубовики, польский и желчный гриб; пластинчатые — сыроежки, грузди, рыжики, рядовки, подгрузди, а также ядовитые, несъедобные и малоизвестные в пищевом отношении грибы — мухоморы, зонтики, паутинники. Микоризу образуют некоторые гастеромицеты и сумчатые грибы: трюфели, строчки, ложнодождевики.

Сапротрофные макромицеты

Сапротрофные грибы объединяют макромицеты, использующиеся в качестве источника пищи. Они осуществляют все процессы жизнедеятельности за счет мертвого органического вещества. Они специализируются на разложении особо стойких лигноцеллюлозных соединений. В процессе эволюции у них сформировался специфический набор ферментов, определивший разделение грибов на ряд экологических групп, основными из которых являются: подстилочные и гумусовые сапротрофы, ксилотрофы, копро-, карбо-, брио- и микотрофы. Сапротрофы благодаря наличию разветвленной сети гифов обладают уникальной способностью максимального контакта с субстратом, повышающего эффективность метаболических процессов, происходящих в мицелии. Обладая высокой активностью метаболизма, биохимической мобильностью и способностью быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды переходом к анабиозу, сапротрофы могут осваивать чрезвычайно различные по условиям местообитания экологические ниши. Решающую роль в формировании экологических групп сапротрофных грибов играют биохимические адаптации.

Скорость разложения мертвого органического вещества, заключенного в лесном опаде и подстилке, а в связи с этим и интенсивность биологического круговорота веществ в лесных сообществах во многом зависят от биологической активности сапротрофных грибов, выделяющих в субстрат ряд ферментов (целлюлазы, оксидазы, органические кислоты и физиологически активные вещества). Энергия процессов минерализации (высвобождение минеральных веществ из органических) растительных остатков определяется количеством в них легкорастворимых органических веществ и соотношением азота и углерода. Принято считать, что соотношение углерод : азот, равное 8 : 1—10 : 1, наиболее благоприятно для развития макромицетов, а при уменьшении этого соотношения скорость деструкции (разложения) органических веществ резко падает и продукты неполного разложения целлюлозы и в особенности лигнина в течение продолжительного времени оказываются законсервированными.

Поскольку лесная подстилка разлагается в течение длительного времени, она делится на ряд слоев различной степени деструкции, различающихся между собой биохимически и экологически. Верхний слой, состоящий из полностью сохранивших структуру растительных остатков, характеризуется наибольшим разнообразием биохимического состава, максимальной изменчивостью показателей температуры и влажности, значительно ограничивающими потенциальные возможности сапротрофных грибов разрушать органические вещества. Основу растительных остатков в этом слое составляют гемицеллюлоза, целлюлоза и лигнин, на долю последнего приходится от 20 до 35%, большое количество здесь водорастворимых и зольных соединений, азота и углерода, таннинов, жиров, воскосмол. Разнообразный субстрат активно заселяется бактериями, дрожжами и грибами, использующими для своего питания простые сахара, пектин и белковый азот.

Последовательность развития организмов на начальных этапах разложения опада протекает по следующей схеме: вначале субстрат заселяют быстрорастущие бактерии (в основном неспороносные) и некоторые низшие грибы, потребляющие водорастворимые органические соединения, за ними следуют представители сумчатых грибов и несо-

вершенные грибы, потребляющие крахмал, их сменяют базидиальные, в основном сапротрофы-макромицеты, разлагающие лигнин и целлюлозу. Среди сапротрофных макромицетов наблюдается четкая специализация не только по фракциям опада (листья, хвоя, мелкие опавшие ветки, шишки), но и по видовой принадлежности растений, резко различающихся по химизму и прочности тканей. Это позволяет выделить ряд специфических групп макромицетов на опаде. Одни развиваются на хвое, другие — на опавших мелких ветвях хвойных пород. Для опавших листьев липы и дуба характерны представители рода «негниючники», а для березовых листьев — виды рода Mycena. «Своими» грибами заселены отмершие части трав — различными видами в зависимости от географического положения лесных сообществ и условий местообитания.

Все сапротрофы, развивающиеся на опаде, отличаются эфемерностью и образуют плодовые тела через несколько дней после выпадения осадков, при достижении относительной влажности приземного слоя воздуха не ниже 60%. Появление плодовых тел спорадическое и массовое, на 1 м^2 лесного опада можно насчитать более сотни мелких (высота ножки 2—4 см, диаметр шляпки —0,5 см) грибов на тонких хрящеватых ножках. Обычно на такие грибы люди не обращают внимания, ведь они не представляют никакой пищевой ценности. Да, не представляют, но без них невозможен был бы полный процесс разложения мертвого органического вещества в лесах, запасы которого огромны (в среднем в лесах Подмосковья опад составляет 2—3 т/га); без них ежегодно накапливающаяся масса опавших листьев, ветвей, хвои в буквальном смысле слова задушила бы леса!

Самый верхний слой подстилки, как и опад, по своему положению в системе слоев лесной подстилки значительно варьирует по химизму вследствие периодичности поступления новых порций опада. Высокое содержание легкодоступных питательных веществ, которое является результатом вымывания и выщелачивания опада дождевыми и талыми водами, вызывает высокую активность поселяющихся здесь в массе темноцветных гифомицетов и некоторых несовершенных грибов. Основными представителями макромицетов этого слоя являются виды рода Mycena — M. sanguinolenta, M. vulgaris, сменяющие друг друга от весны к осени. Численность их, как и сапротрофов на опаде, достигает внушительных размеров (50—70 экз./м^2) при благоприятных гидротермических условиях,

а размеры плодового тела несколько бóльшие (ножка высотой до 5 см, а диаметр шляпки — до 1 см).

В нижележащем слое подстилки, называемом ферментативным, происходит процесс интенсивного разложения целлюлозы и лигнина. Базидиальные макромицеты, участвующие в нем, делятся на две группы по принципу вызываемых ими разрушений органических веществ. К первой относятся виды, обладающие способностью разлагать целлюлозу и лигнин, так как основными ферментными реакциями у них являются гидролиз и окисление. Грибы второй группы разрушают только целлюлозу. Скорость ферментативных процессов определяется воздействием многих факторов, основные из которых — кислотность среды, температура, возраст мицелия грибов, биохимический состав субстрата. Способностью гидролизовать углеводную часть подстилки — целлюлозу, составляющую одну треть ее массы, обладают грибы обеих групп, однако представители первой группы гораздо медленнее расщепляют полимерные углеводы из-за одновременного разрушения ими лигнина. Внеклеточный фермент — целлюлаза, — ответственный за расщепление углеводов, более активен у грибов, специализирующихся на разложении погребенных в подстилке древесине, шишках, коре. У грибов, разрушающих хвою и листья, целлюлоза носит адаптивный характер, о чем свидетельствует возрастание ее активности на средах с целлюлозой.

В разложении лигнина — высокополимерного соединения, химическая природа которого до сих пор до конца не установлена, принимают участие те грибы, которые обладают комплексом ферментов-трансфераз: виды рода Mycena—M. crocata, M. polygramma, M. rosea, M. galericulata.

Ферментативный слой подстилки более однороден экологически, так как гидротермические условия здесь менее контрастны, чем в вышележащем слое, поэтому такого видового разнообразия макромицетов-сапротрофов, которое наблюдалось в опаде и в верхнем слое, нет. Более или менее однородный биохимически субстрат (полуразложившиеся, потерявшие очертания листья и хвоя) разлагается относительно небольшим набором видов, четко сменяющих друг друга во времени. Значительно разнообразят видовой состав грибов этого слоя макромицеты, приуроченные в своем развитии к погребенным древесине, шишкам, коре, ветвям — субстрату, способному сохранять в течение продолжительного времени постоянную влажность.

Под ферментативным слоем подстилки расположен гумусовый, однородный по механическому составу. В нем бесструктурное аморфное органическое вещество тесно связано с минеральной частью почвы. Основная черта гумусового подгоризонта подстилки — минимальная экологическая и биохимическая вариабельность по сравнению с описанными слоями. Гуминоподобные соединения представляют собой продукт гидролиза лигнина, заключенного в органическом веществе. Лигнинные мономеры под влиянием ферментов грибов соединяются с углеводами и продуктами разложения мицелия, образуя гуминоподобные комплексы, близкие по своему строению к истинным гуминовым кислотам.

Макромицеты, мицелий которых расположен в гумусовом слое, отличаются постоянством видового состава и относительной независимостью от погодных условий вегетационного сезона. Они обладают более или менее крупными плодовыми телами по сравнению с подстилочными сапротрофами верхнележащих слоев подстилки. Типичными представителями гумусовых макромицетов являются шампиньоны, зонтики, говорушки, волоконницы. Многие виды, относящиеся к этой группе, — обитатели безлесных пространств — шампиньоны, навозники, дождевики и ложнодождевики.

Дереворазрушающие грибы — ксилотрофы

В древесине и скелетной части кроны деревьев заключено около 95% мертвого органического вещества лесных сообществ, состоящего в основном из гемицеллюлозы, целлюлозы и лигнина. Детальность исследований организмов, и в частности грибов, разлагающих древесину, определяется прежде всего практическим значением, так как большинство ксилотрофов причиняют огромный ущерб, разрушая постройки, уменьшая выход деловой древесины (в некоторых случаях на 20—40%), в качестве патогенов порой уничтожают целые массивы лесов.

Разложение древесины в природных условиях проходит по типу этапности, определяемой экологической и биохимической природе субстрата. Ослабленные в результате различных причин или механически поврежденные деревья заселяются патогенными (паразитными) облигатными

или факультативными грибами. При отмирании дерева эти грибы ведут себя как ксилотрофы, использующие уже мертвое органическое вещество с помощью обширного набора ферментов адаптивного характера. Первая стадия разложения отмершей древесины осуществляется сумчатыми и несовершенными грибами. Они используют наиболее доступные вещества древесины, в частности содержимое паренхимных клеток и в незначительной степени целлюлозу и лигнин. Функция несовершенных грибов заключается в разрушении главным образом сердцевидных лучей древесины, не влияя при этом на механическую прочность клеточных стенок, а также в том, что они подготавливают субстрат к заселению активными деструкторами — базидиальными грибами. Вторую стадию разложения древесины осуществляют в большинстве случаев трутовые грибы, которые подразделяются на две большие группы: грибы, разрушающие только углеводный комплекс древесины и не способные осваивать лигнин (деструктивная гниль); грибы, использующие как клетчатку, так и лигнин (коррозионная гниль). Группировки трутовых грибов на второй стадии разложения древесины сопровождаются комплексом микроорганизмов (сумчатые и несовершенные грибы, бактерии, насекомые), существующих за счет продуктов жизнедеятельности макромицетов.

Дереворазрушающие грибы обладают в наивысшей степени развитым ферментативным аппаратом; например, только у одного вида трутовика (Polyporus abietinus) найдено 19 ферментов. Основными ферментами трутовых грибов являются целлюлаза, разрушающая клетчатку древесины через ряд промежуточных продуктов до глюкозы; пектиназа, амилаза, ксилоназа — гидролитические ферменты, участвующие в разложении углеводов; комплекс окислительных ферментов — полифенолоксидаз, ответственных за расщепление лигнина. Активность дереворазрушающих базидиальных грибов настолько высока, что в чистых культурах (лабораторные, оптимальные условия) за 180—310 сут они практически полностью разлагают древесину.

Заключительная, третья фаза деструкции древесины, самая продолжительная (десятки лет), в природе осуществляется подстилочными сапротрофами. К этому времени отмершие стволы, ветви, пни зарастают лишайниками, мхами и сохраняют свои очертания только за счет самых трудноразлагаемых элементов древесины (обычно коры), а под корой ткани растений превращаются в труху.

Скорость разложения древесины в лесах во многом определяется биохимической природой субстрата и его положением в пространстве. Различного состава и количества фунгитоксичные (противогрибные) соединения, образуемые древесными породами, значительно усложняют процесс заселения древесины ксилотрофными грибами. Немаловажное значение для деструкции древесины имеют диаметр деревьев, гидротермические условия местообитания, пространственное положение. Например, упавшие на землю стволы разлагаются гораздо быстрее, чем сухостойные (по литературным данным в 4 раза), при равных значениях влажности субстрата и температуры среды. В зависимости от многих факторов время полной деструкции древесины колеблется от 5–7 до 100 лет и более.

Плодовые тела самых распространенных дереворазрушающих грибов — трутовиков в отличие от шляпочных многолетние и имеют копытообразную форму. Слои трубочек на нижней поверхности трутовиков нарастают ежегодно, по их количеству на разрезе можно определить возраст плодового тела. По такому принципу устроены трутовики плоский и окаймленный. Но у дереворазрушающих грибов встречаются и однолетние плодовые тела, как, например, у опят — осенних, летних, ложных, вешенок. Необычайно разнообразны по форме и окраске трутовики, иногда они образуют розеткообразные скопления, состоящие из бархатистых, войлочных или блестящих кожистых шляпок серого, коричневого, бордового цветов.

Итак, подстилочные и дереворазрушающие макромицеты являются самыми активными разрушителями мертвого органического вещества, заключенного в опавшей хвое, листьях, ветвях, стволах деревьев и кустарников, в силу широкого набора ферментов, специализированных на разложении лигноцеллюлозного комплекса. Пространственное и временное разделение сапротрофов рассчитано на вовлечение в биологический круговорот максимального количества органики.

Другие экологические группы макромицетов

Представители микоризообразователей-симбиотрофов, напочвенных и дереворазрушающих (ксилотрофы) сапротрофов составляют, как правило, 90–95% видов макро-

мицетов, обитающих в конкретном типе леса, регионе, административном районе грибов. Остальные 5–10% приходятся на пять специализированных экологически и трофически групп: карботрофы, копротрофы, бриотрофы и сфагнотрофы, микотрофы. Формирование этих групп можно рассматривать как результат биохимических адаптаций и ухода от конкуренции со стороны других макромицетов в недоступные для последних условия местообитания. Грибы этих групп изучены крайне слабо, но можно предположить, что их ферментативный аппарат столь же специфичен, как и у грибов других экологических групп. Всеми микологами отмечается четкая (обязательная) приуроченность этих грибов к определенному субстрату и полное их отсутствие на не свойственных для них видах органических веществ. Все названные группы отличаются чрезвычайно бедным видовым составом и небольшой численностью плодовых тел.

Карботрофы поселяются на старых кострищах, пожарищах обычно после колонизации их аскомицетами из родов Piziza, Aleuria. После них или одновременно с ними появляются базидиальные макромицеты Pholiota carbonaria, Tephrocybe atrata, T. carbonaria, Fayodia maura. Субстрат, на котором развиваются карботрофы, представляет собой смесь минеральных частиц почвы с обуглившимися остатками древесины, которые являются для грибов богатой питательной средой, поскольку содержат чистый углерод с небольшой примесью полимерных углеводов, скорее всего типа лигнина. Кроме того, можно предположить, что уголь как прекрасный сорбент поглощает в большом количестве продукты жизнедеятельности термофильных грибов и микроорганизмов, поселяющихся в самом начале на этом субстрате, а также обогащается некоторыми минеральными и органическими веществами, поступающими с атмосферными осадками, проходящими сквозь кроны деревьев. Функциональная направленность карботрофов — подготовка специфических местообитаний для последующего заселения их другими организмами, в частности растениями.

Копротрофы — это грибы, которые используют в процессе жизнедеятельности органические вещества, находящиеся в экскрементах животных. Для них этот субстрат является единственным источником питания и потому определяет их распространение в природе. Разложение экскрементов травоядных животных на начальных этапах осуществляется низшими грибами, затем их сменяют мак-

ромицеты из родов Coprinus, Panaeolus, Stropharia, Conocybe. В процессе эволюции у копротрофных грибов выработался ряд адаптивных признаков, таких, как термофильность спор, стойкость к воздействию ферментов пищеварительной системы животных, способы распространения спор. Ферментативный аппарат грибов этой группы характеризуется широким набором, в котором присутствуют комплексы гидролитических и окислительных ферментов. Экологически субстрат копротрофных грибов имеет особенности, связанные с биохимической спецификой органического материала и с гидротермическим режимом (резкие колебания влажности, постоянно повышенная температура, характерная для компоста). Биохимическая неоднородность и богатство субстрата органическими веществами определяют видовое богатство группировок копротрофов, гораздо более выраженное, чем у карботрофов. Особенно многочисленны грибы на экскрементах травоядных животных, причем набор видов почти не зависит от систематической принадлежности последних. В связи с экологической спецификой субстрата копротрофные макромицеты обладают нежными (хрупкими) плодовыми телами и коротким сроком жизни (несколько дней).

Микотрофные макромицеты относятся к группе сапротрофных микофилов (любящих грибы), развивающихся на мумифицированных плодовых телах шляпочных грибов в большинстве своем из родов «грузди», «сыроежки». Они завершают процесс разложения в природе такого специфического субстрата. Большинство микофилов, насчитывающих около 1500 видов, относятся к микопаразитам и обнаруживают узкую хозяйственную приуроченность, что и обусловливает их экологию и распространение. Ферментативный аппарат микотрофов рассчитан на использование белков и углеводов, составляющих основное содержание плодовых тел шляпочных грибов. Видовой состав микотрофов отличается удивительным однообразием и отсутствием приуроченности к определенным местообитаниям. В лесу довольно часто можно видеть группы маленьких белых грибочков, «уютно» устроившихся на высыхших прошлогодних шляпках черного груздя или свинушки.

Среди бриотрофных макромицетов, разлагающих отмершие части мхов, можно выделить виды, приуроченные к зеленым мхам и сфагновым. Гидрофильность и биохимическая специализация предопределяют их экологию и распространение в природе. К сожалению, ферментативный аппарат грибов этой группы практически не изучен, но их обособленность позволяет предположить определенную специфику в этом плане. Большим видовым разнообразием обладают группировки бриотрофов, приуроченных к сфагновым болотам (виды родов Pholiota, Galerina, Collybia, Mycena). Бриотрофы, как и карботрофы, копротрофы, микотрофы, тесно взаимосвязаны со спецификой субстрата и более или менее независимы от остальных биотических и абиотических факторов среды, т. е. обладают свойствами космополитных организмов.

Таким образом, ясно, что макромицеты разделяются на экологические группы, специализированные на разложении биохимически разнородного органического вещества. Изученность групп неравноценна, и кроме того, большая часть исследований проводится в лабороторных условиях. Полученные при этом результаты вряд ли можно с полным правом переносить в природу, где процессы жизнедеятельности грибов проходят в различного рода взаимоотношениях с другими организмами, которые могут либо стимулировать, либо ограничивать эти процессы.

География грибов

Распространение макромицетов на огромной территории Советского Союза исследовано неравнозначно. Очень плохо (на уровне ограниченных районов) изучены грибы севера и центра европейской части СССР, республик Средней Азии, Западной и Восточной Сибири, совсем не изучены Арктика и Крайний Север азиатской части страны. Необходимо отметить и то, что существует прямая зависимость между количеством зарегистрированных в отдельных регионах видов макромицетов и продолжительностью микологических исследований, а также числом микологов, проводящих работы в конкретных районах, областях, республиках. По литературным сведениям, максимальное количество макромицетов — в Приморском крае (802 вида) и в Эстонии (736 видов), наименьшее — на Таймырском полуострове (46 видов), в Туркменской (165) и Казахской ССР (188). Для остальных районов среднее число видов колеблется от 300 до 500.

Видовой состав и возраст древостоя, разнообразие типов леса, лесистость и географическое положение района исследований, безусловно, влияют на количество макроми-

цетов и на соотношение экологических групп грибов, однако везде, кроме Крайнего Севера и Юга, на первом месте стоят сапротрофы, а на втором – микоризообразователи, т. е. симбиотрофы. В Таймырских тундрах симбиотрофы составляют 78,5% от всего количества зарегистрированных видов. Учитывая наличие здесь вечной мерзлоты, заболоченности и низкой аэрации болотно-глеевых почв, крайне неблагоприятных для растений гидротермических условий обитания и широко развитой у кустарниковых форм ив и берез поверхностной корневой системы, можно предположить почти полную микотрофность тундровых растений. Большинство грибов образуют микоризу на корнях карликовой березы, стелящейся по земле, их плодовые тела (березовики, осиновики) по высоте часто превосходят своих симбионтов – деревьев. Короткое северное лето корректирует время появления и продолжительность плодоношения грибов, но масса их достигает внушительных размеров.

При переходе от зоны тундры к лесотундре количество видов макромицетов возрастает довольно резко. Здесь ярко выражена особенность симбиотрофных макромицетов – они теряют облигатность связей с определенной древесной породой. Верные спутники сосны, сопровождающие ее на всей территории распространения, встречаются в лесотундрах Кольского полуострова без нее, т. е. ареалы грибов шире, чем у симбионтов. Набор видов для различных древесных пород, растущих в неблагоприятных климатических условиях на каменистых и щебнистых маломощных почвах, оказывается удивительно однообразным. Так, грибы, растущие южнее, образуют микоризу только с сосной, пихтой, кедром, приурочены к ели. Ряд характерных для дубрав симбиотрофов вступают во взаимоотношения с березой. Таким образом, в крайне неблагоприятных для деревьев условиях обитания обязательность симбиотических связей между партнерами ослабляется вплоть до полного исчезновения и набор видов, образующих микоризу с различными деревьями, становится универсальным. Растения, находясь в экстремальных условиях, теряют жесткость связей с определенными, верными для них, грибами, вступая в симбиоз с теми, которые в силу экологических особенностей могут обитать в данных условиях.

При продвижении от лесотундры к тайге и далее к зоне хвойно-широколиственных лесов количество симбиотрофных макромицетов резко увеличивается, достигая

максимума в смешанных лесах. В этом же направлении изменяются почвенно-грунтовые и гидротермические условия обитания для растений, становясь все более оптимальными, растет видовое разнообразие деревьев и кустарников – потенциальных симбионтов макромицетов. Увеличение количества видов микоризообразователей сопровождается облигатностью связей в отношении симбионта, верностью определенной древесной породе, упорядоченным размещением плодовых тел грибов, уменьшением численности каждого вида и относительно быстрой сменой слоев. Здесь особенно ярко проявляются конкурентные взаимоотношения между видами, принадлежащими к одной экологической группе.

Микологических данных для зоны широколиственных лесов недостаточно, чтобы провести объективный анализ распределения симбиотрофных грибов, но по имеющимся сведениям количество их меньшее, чем в хвойно-широколиственных лесах. Дальнейший спад числа видов микоризообразующих макромицетов наблюдается в лесостепях и степях.

Для искусственных, в частности полезащитных, насаждений степей и полупустынь характерны, как и на Крайнем Севере, отсутствие специфичности видового состава грибов, образующих микоризу с различными деревьями, очень бедный видовой состав и высокая численность грибов, способных плодоносить в крайне неблагоприятных гидротермических условиях названных зон.

В горных лесах Молдавии, Крыма, Кавказа и Средней Азии с их высотной поясностью прослеживаются все те закономерности, которые наблюдаются в зональных равнинных лесных сообществах европейской части СССР, т. е. количество видов симбиотрофов увеличивается в зависимости от количества древесных пород и условий обитания для них, а верность грибов определенной древесной породе нарастает в сторону экстремальных пределов произрастания симбионтов.

Бóльшую часть территории Сибири и Дальнего Востока занимают леса, в которых процент микоризообразующих грибов несколько снижается по сравнению с лесами европейской части СССР за счет увеличения числа видов, относящихся к другим экологическим группам. Наличие разновозрастных лесных сообществ, находящихся в самых различных по почвенно-грунтовым условиям местообитаниях, большой набор древесных пород в лесах Дальнего Востока и благоприятная гидротермическая обстановка

в них вызывают чрезвычайно выраженное видовое разнообразие симбиотрофных грибов.

Сапротрофы включают три основные группы грибов — ксилотрофы, подстилочные и гумусовые макромицеты, составляющие в отдельных регионах до 70% от общего количества видов. На долю остальных групп приходится от 2 до 14%.

Ксилотрофы, т. е. дереворазрушающие грибы, в своем распространении связаны с количеством и качеством субстрата (отмершей древесины). Их видовой состав и обилие являются показателями возраста, лесорастительных свойств и состояния древостоя, интенсивности антропогенных или стихийных (пожары) вмешательств. На фоне меньшего, чем у микоризообразующих грибов, видового разнообразия возрастает число видов с более или менее повсеместным распространением, обладающих широкой экологической пластичностью. В равнинных и горных лесах европейской части СССР, издавна подвергавшихся интенсивной хозяйственной деятельности, ксилотрофы составляют обычно около 20% от общего количества макромицетов, причем на границах распространения лесов видовое разнообразие грибов этой группы резко снижается и сопровождается нарушением обязательной приуроченности к определенному виду субстрата, т. е. сменой либо качества субстрата, либо его состояния. В лесах с благоприятными почвенно-грунтовыми и гидротермическими условиями (хвойно-широколиственные, широколиственные) количество дереворазрушающих грибов максимально.

Леса Сибири и Дальнего Востока в сравнении с европейскими характеризуются резким подъемом числа дереворазрушающих грибов вследствие большого распространения старовозрастных древостоев и наличия огромных пространств, подверженных в различное время пожарам, в совокупности приводящих к невероятному количеству отмершей древесины — субстрата для ксилотрофов. На Дальнем Востоке к этим факторам прибавляются благоприятные гидротермические условия приморского климата, а именно высокая относительная влажность воздуха и отсутствие резких перепадов температуры. В связи с этим здесь наблюдается максимальное видовое разнообразие ксилотрофов и самый высокий процент этих грибов в экологической структуре группировок макромицетов.

Одна из самых многовидных и специфичных для определенного района группа грибов — подстилочные сапротрофы, которые недостаточно изучены и прежде всего из-за недолговременности существования плодовых тел грибов и их небольших размеров. Как и для ксилотрофов, ведущим фактором для подстилочных сапротрофов является биохимический состав субстрата — лесной подстилки — и его количество. Но если эти параметры для ксилотрофов ограничены относительно небольшими вариациями (около 300 видов произрастающих на территории СССР деревьев и кустарников, 5—6 градаций состояния субстрата), то для подстилочных сапротрофов число вариаций субстрата во много раз выше. Даже в пределах одного участка леса качественный состав, сложение и запасы подстилки различаются очень существенно. На бесчисленное сочетание вариантов субстрата (соотношение опавшей хвои, листьев, веточек, шишек, отмерших частей травяного, мохового, лишайникового покровов) накладывается чрезвычайное разнообразие микроклиматических особенностей местообитания (температура и влажность субстрата), к которым подстилочные сапротрофы очень чувствительны. Поэтому структура группировок подстилочных сапротрофов в сравнении с другими группами грибов наиболее сложная. Поскольку запасы субстрата, зависящего от скорости процессов разложения подстилки, подчиняются зональному распространению, видовое разнообразие подстилочных сапротрофов следует ему. Минимальное количество видов и численность подстилочных сапротрофов наблюдаются в однопородных лиственных лесах, где основная роль в разложении органических веществ, заключенных в подстилке, принадлежит микроорганизмам и почвенным животным. В хвойных лесах, характеризующихся высоким процентом трудноразлагаемых веществ, количество подстилочных сапротрофов увеличивается. Максимума видового разнообразия, а часто и обилия подстилочные сапротрофы достигают в хвойно-широколиственных лесах. Подстилка здесь мощная, разделена на четкие слои и биохимически разнородная. Учитывая это, в зонах и поясах хвойно-широколиственных лесов европейской части СССР и Дальнего Востока отмечается самый высокий процент подстилочных сапротрофов.

В своем распределении гумусовые сапротрофы подчиняются зональным закономерностям гумусообразования. С севера на юг содержание гумуса в почве, а вместе с этим и количество гумусовых сапротрофов нарастают, достигая максимума в лесостепях, степях, степных поясах гор. Типично лесных видов северных лесов мало, не более 10, с продвижением на юг и появлением в древостое широколи-

ственных пород (дуб, липа, бук, граб) число их возрастает, оставаясь все-таки значительно меньшим, чем на безлесных территориях. «Лесные» и «степные» гумусовые сапротрофы не имеют общих видов и практически представляют собой разные группы и в видовом отношении, и в отношении условий обитания. Самый большой процент на гумусовые сапротрофы приходится в степях Копет-Дага, Ленкорани, Белгородской области, т. е. в районах с преобладанием безлесных территорий. Почти такое же количество их на юге Красноярского края, где довольно большие территории заняты остепненными редкостойными лесами и степями.

Все остальные группы напочвенных сапротрофов малочисленны и в основном космополитны (повсеместно распространенные) в силу чрезвычайно выраженной приуроченности к субстрату. Это карбо-, мико-, гербо-, копро-, бриотрофы. Одна из наиболее интересных — группа копротрофов. На них приходится от 1 до 9% от общего количества видов, зарегистрированных в конкретных районах. Видовой состав и численность плодовых тел копротрофов являются индикаторами антропогенного воздействия на растительные сообщества и развития животноводства в регионах, поэтому максимальное их развитие наблюдается в степях Украины, республиках Кавказа и Средней Азии, в некоторых областях Сибири (степных).

Таким образом, все группы грибов подчинены в своем географическом распределении определенным закономерностям, связанным в большинстве случаев с зональным и поясным характером распространения растительных сообществ.

Грибы разных лесов

Как формируется видовой состав грибов, соотношение экологических групп, от чего зависит этот процесс? Попробуем ответить на эти вопросы. Молодняки (ельники, сосняки, березняки) в возрасте до 10—15 лет представляют собой такие растительные сообщества, в которых конкуренция за элементы минерального питания, влагу, свет выражена максимально. Практически все деревья здесь находятся в неблагоприятных условиях обитания, за исключением тех, которые растут на опушках. Экологические условия внутри таких массивов относительно однородны. Колебания факторов местообитания по сравнению с леса-

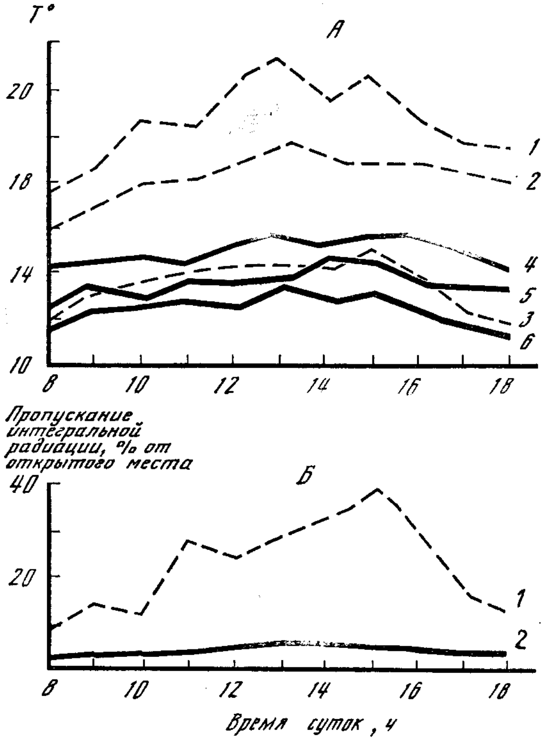


Рис. 4. Варьирование температуры и освещенности в 15- и 60-летних ельниках

А — температура в 60-летнем (*1* — на высоте 1,5 м; *2* — на поверхности почвы; *3* — на глубине 5 см) и 15-летнем ельнике (*4* — на высоте 1,5 м; *5* — на поверхности почвы; *6* — на глубине 2—3 см). *Б* — пропускание интегральной радиации (в % от открытого места): *1* — в 60-летнем; *2* — в 15-летнем ельнике

ми более старого возраста незначительны, об этом свидетельствуют данные о суточной динамике освещенности, температуры воздуха и почвы на различных уровнях в 15- и 60-летних ельниках, представленные на рис. 4. В связи с этим относительная влажность воздуха и влажность почвы в молодняках более или менее стабильны в течение суток и вегетационного периода в целом. Соответственно особенностям экологических факторов формируются видовой состав и экологическая структура макромицетов. Последняя чрезвычайно проста и составлена обычно двумя группами — микоризообразователями и подсти-

лочными сапротрофами, приуроченными в своем развитии к слаборазложившейся хвое, листьям, мелким ветвям. Распределение плодовых тел симбиотрофов характеризуется большой скученностью (пятнистостью) и тяготением к границам массивов. Площади пятен не велики (до 10—15 м^2), но на каждое плодовое тело в них приходится не более 0,25 м^2. Часто наблюдается явление «убегания» плодовых тел симбиотрофов из-под полога насаждений на расстояние до 5 м и более. Чрезвычайно беден и видовой состав микоризообразующих грибов в молодняках, обычно это один, два вида: в березняках — подберезовик, в ельниках — белый, в сосняках — масленок. Деревья, растущие на границах молодняков, гораздо лучше обеспечены элементами почвенного минерального питания, влагой, светом, чем те, которые находятся внутри массивов. С увеличением возраста последние чаще подвергаются ветровалу, снеголому, что в конечном итоге приводит к их выпадению (гибели) и образованию окон в древесном пологе. Это незамедлительно вызывает перестройку структуры лесных сообществ, вносит разнообразие в условия обитания для грибов. В связи с увеличением запасов подстилки усложняется структура напочвенных сапротрофов, а на выпавших из древостоя породах и больных деревьях появляются ксилотрофы. На место погибших деревьев внедряются другие породы и, естественно, грибы, связанные с ними. Усложнение структуры макромицетов ведет к увеличению их видового разнообразия, но численность представителей всех групп при этом резко падает. Групповое распределение плодовых тел, характерное для молодняков, сменяется рассеянным.

Максимальное количество видов грибов наблюдается в средневозрастных (60—90-летних) лесах: ельниках, дубравах, березняках, сосняках. Это можно проследить на примере ельников: в 10-летних общее количество видов макромицетов — 6, в 20-летних — 16, в 30-летних — 27, в 60-летних — 90. Дальнейшее увеличение возраста лесов приводит к уравниванию экологических условий под пологом леса, уменьшению видового разнообразия и численности грибов до определенного уровня, который остается более или менее стабильным продолжительное время.

Мы рассмотрели в общих чертах закономерности формирования структуры группировок макромицетов в различных по возрасту и составу лесах умеренного климата.

Существенную поправку в эту модель вносят почвенно-грунтовые условия, в которых находятся леса. Для древесных пород, занимающих более или менее сходные по обеспеченности элементами минерального питания и влажностью местообитания, эти поправки не велики, в противном случае они достигают огромных величин. Так, например, из найденных в четырех типах сосняков Прикамья 170 видов макромицетов общими для них оказались всего 8, а для такого же числа типов ельников из 180 видов выявлено 83 общих.

В формировании видового состава макромицетов играет основную роль не только (и даже не столько) состав древостоя, сколько условия, в которых находятся лесные сообщества. В географически удаленных (Подмосковье и Эстония) ельниках, находящихся в одинаковых почвенно-грунтовых условиях, видовое сходство грибов составляет 80%.

Рассмотрим влияние условий обитания, в которых может произрастать одна и та же лесообразующая порода, на формирование видового состава, численность и структуру микоризообразующих грибов, энергетически непосредственно связанных с деревьями. Как уже отмечалось, деревья в молодняках находятся в крайне неблагоприятных условиях обитания. Низкая освещенность, острая конкуренция за элементы минерального питания и влагу препятствуют процессу микоризообразования, поэтому симбиотрофы в них характеризуются бедным видовым составом, групповым распределением плодовых тел и большой численностью. Эти особенности микоризообразующих грибов характерны не только для молодняков, но и для лесов более старого возраста, находящихся в чрезвычайно неблагоприятных условиях местообитания. К таковым можно отнести березняки, растущие на скалах Кольского полуострова, березовые полезащитные полосы полупустынь Прикаспия, сильновытоптанные березняки Подмосковья. Показатели видового сходства грибов для таких лесов гораздо выше, чем для лесов, образованных той же породой, но находящихся в более благоприятных почвенно-грунтовых условиях. Переход к более оптимальным условиям произрастания для деревьев сопровождается возрастанием количества видов симбиотрофов, уменьшением обилия плодовых тел каждого вида, отсутствием группового распределения плодовых тел, быстрой сменой во времени грибных слоев.

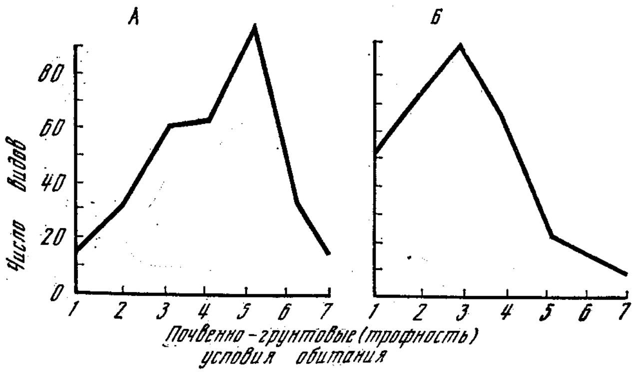


Рис. 5. Распределение симбиотрофов в сосняках и ельниках различного типа

А — сосняки; *1* — лишайниковый; *2* — вересковый; *3* — скальный; *4* — бруснично-зеленомошный; *5* — чернично-зеленомошный; *6* — кисличный; *7* — долгомошный и сфагновый. *Б* — ельники: *1* — брусничный; *2* — скальный; *3* — черничный; *4* — кисличный; *5* — черничный влажный; *6* — долгомошный; *7* — хвощово-сфагновый

Для лесов Карелии (ельники, сосняки) одинаково низкое количество симбиотрофов отмечено как в условиях недостаточной (сосняк лишайниковый, скальный), так и избыточной (сосняк долгомошный и сфагновый, ельник долгомошный, хвощово-сфагновый) почвенной влагообеспеченности, с которыми связана и обеспеченность растений минеральным питанием (рис. 5). Видовое сходство гораздо выше, например, между ельником и сосняком брусничным (0,74), чем между сосняками лишайниковым и сфагновым (0,37), т. е. в лесах, сложенных одной и той же породой, но находящихся в резко различных условиях обитания. Показательны в этом отношении сосняки, поскольку они занимают самые различные условия обитания и интразональны в своем распространении, но приурочены в основном к бедным песчаным почвам и потому особо нуждаются в симбиотрофных грибах. Обычно с ними связаны 50—70 видов микоризообразующих макромицетов, но в условиях произрастания на богатых меловых почвах их число снижается до 11. В искусственных разновозрастных сосняках, посаженных на богатых суглинистых почвах Подмосковья, встречаются только два вида, верных сосне, — поздний и зернистый масленок, и те в небольшом количестве и не ежегодно, по-видимому, в таких благоприятных условиях (почвенно-грунтовых) сосна не нуждается в грибном симбионте.

Сосняки на песках обычно образуют светлые редкостойные леса. Хорошая освещенность в сосновых лесах стимулирует отток углеводов к корням деревьев, и интенсивность микоризообразования в данном случае находится в прямой зависимости от концентрации в почве азота, фосфора и калия, их связанности почвенным поглощающим комплексом (доступности для растений) и обеспеченности почв кислородом. Известно, что в ряде почв, особенно при недостатке и избытке влаги, фосфор и калий, непосредственно участвующие в превращении энергии и входящие в состав основных продуктов жизнедеятельности деревьев, прочно связываются почвенным поглощающим комплексом и тем самым исключаются из биологического круговорота. Известно также, что периоду всасывания питательных веществ микоризными корнями предшествует процесс обмена веществ, зависящий в первую очередь от температуры и обеспеченности почв кислородом. Поглощенные корнями деревьев доступные соединения элементов питания поступают в гифы грибов. Фосфор переходит в мицелии в связанное состояние и впоследствии транспортируется в ткани дерева. После отмирания микоризных корней фосфор возвращается в почву. Наибольшее варьирование подвижного фосфора (P_2O_5) наблюдается в самых верхних горизонтах почвы — зоне максимальной концентрации тонких корней. Другие доступные для растений элементы минерального питания (в частности, обменные основания), как и фосфор, обнаруживают четкую аналогию с распределением по вертикальному профилю почв гифов микоризообразующих грибов. Например, на сухих почвах под лишайниковым бором гифы достигают глубины 25 см, а в сосняках брусничных, занимающих обычно склоны песчаных холмов (транзитные формы рельефа), а именно верхние их части, где резко выражена скорость транзита минеральных и органических веществ с водой, гифы проникают на глубину 160 см и успевают перехватить бо́льшую часть этих элементов для своих партнеров-деревьев. Наименьшая обеспеченность растений доступными соединениями фосфора отмечена на песчаных почвах повышенных (лишайниковые боры) и пониженных (сфагновые сосняки) форм рельефа. Однако скорость транспорта питательных веществ из мицелия грибов в ткани растений на бедных почвах гораздо выше, чем на богатых.

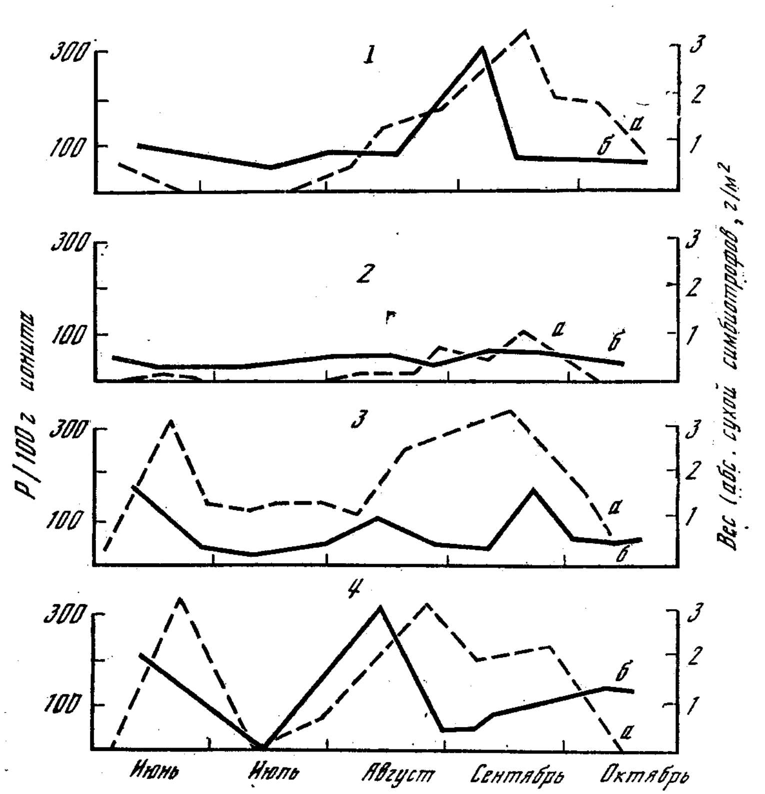


Рис. 6. Динамика фосфора в горизонте A_1 дерново-подзолистых почв и массы карпофоров симбиотрофов вблизи эдификатора

1 — ель; 2 — дуб; 3 — береза; 4 — окно; а — фосфор; б — симбиотрофы

Немаловажным фактором для микоризообразования является и обеспеченность почв кислородом, но грибы приспособились к его недостатку путем образования водонепроницаемой пленки на гифах мицелия в условиях почвенного переувлажнения и дефицита влагообеспеченности местообитаний.

Время появления и количество плодовых тел грибов-микоризообразователей, к которым относятся большинство съедобных и ядовитых (березовики, осиновики, грузди, сыроежки, маслята, белые, лисички, мухоморы), в сильной степени зависят от содержания фосфора в лесной подстилке и верхних почвенных горизонтах, а также от его динамики. Максимальные их количества совпадают во времени и в пространстве, о чем свидетельствуют данные,

представленные на рис. 6. Работы проводили в смешанном лесу, где отдельные участки находились под влиянием различных пород (эдификаторов), а были такие, где породы древесные выпали из древостоя и образовались окна в древесном пологе. В таких окнах, которые можно считать аналогом лесных опушек, наблюдается два пика максимума, соответствующих раннелетнему и осеннему слоям грибов. Дуб в условиях Подмосковья — маломикотрофная порода, т. е. с ним связано небольшое количество симбиотрофов, и соответственно этому содержание фосфора (P) под ним имеет вид выровненной кривой.

Способность образовывать микоризу на своих корнях выражена у различных деревьев неодинаково, с одними связаны десятки видов, с другими — единицы. Некоторые виды грибов верны своим партнерам и сопровождают деревья на всем протяжении их географического распространения, что и закреплено в названии грибов (осиновик, березовик, лиственничный масленок, сосновый рыжик); другие не так верны древесной породе. Совсем нет симбиотрофов у ив, черемухи, рябины, липы, клена, вяза, ясеня. С грабом связаны 2 вида, с ольхой, как и с осиной, — 4, с лиственницей — 8, с пихтой — 27. Иначе обстоит дело с древесными породами, которые в силу своих биологических и экологических особенностей могут занимать крайне различные по почвенно-грунтовым и гидротермическим условиям местообитания. К ним относятся: береза, ель, дуб, сосна. Их способность образовывать микоризу зависит в первую очередь от обеспеченности почв минеральными элементами, доступности для растений питательных веществ и гидротермического режима региона. Показательны в этом отношении березовые леса, распространенные по всей территории СССР от Крайнего Севера до Юга и с Запада до Приморского края. На Севере, где наблюдается лимит или недоступность для корней азота, фосфора, калия, береза чрезвычайно высокомикотрофна и с ней связано около 100 видов симбиотрофов. По мере улучшения почвенно-грунтовых условий ее микотрофность резко падает, достигая минимума на богатых почвах умеренного климата (30—40 видов). С дубом связано от 10 до 100 видов симбиотрофных макромицетов в зависимости от условий обитания, а с елью — 30—70.

Мы рассмотрели, как ведут себя в различных лесах симбиотрофы, непосредственно связанные с корнями древесных пород, а теперь проследим, как ведут себя напочвенные сапротрофы. Формирование их структур в лесных

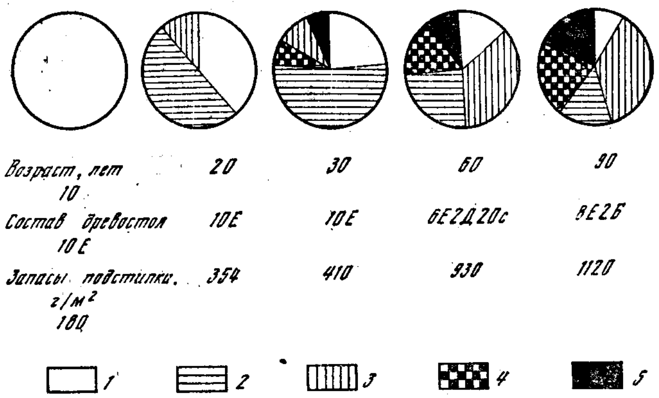


Рис. 7. Формирование структуры напочвенных сапротрофов в возрастном ряду ельников

1 — сапротрофы на опаде; *2* — сапротрофы слоя *L*; *3* — сапротрофы слоя *F*; *4* — сапротрофы погребенных фракций опада; *5* — гумусовые сапротрофы; Е — ель; Д — дуб; Ос — осина; Б — береза

сообществах подчинено закономерностям накопления и разложения мертвого органического вещества, заключенного в лесном опаде и подстилке. Это можно проследить на рис. 7, где представлена схема соотношений различных групп напочвенных сапротрофов в связи с изменениями качественного состава и количества опада и подстилки в возрастном ряду ельников. В молодняках происходит постепенный рост запасов лесной подстилки и процесс ее вертикальной дифференциации (формирование слоев). К 30 годам в ельниках усложняется ее состав, формируется слой погребенных в подстилке трудноразлагаемых фракций (кора, ветки, шишки) и гумусовый слой. С ними связаны соответствующие виды грибов. При внедрении в ельники лиственных пород (дуб, осина, береза) запасы лесной подстилки возрастают. Кроме того, присутствие в опаде листьев существенно меняет темпы разложения хвойной подстилки и влечет за собой появление грибов, специализированных на разрушении мертвого органического вещества лиственных деревьев. Необходимо учитывать и то, что в более старых по возрасту и сложных по набору древесных пород лесах создается огромное количество экологических ситуаций в отношении микроклимата, что вызывает рост видового разнообразия напочвенных сапротрофов.

Дереворазрушающие сапротрофные макромицеты наиболее независимы в отношении фитоклиматических особенностей определенного лесного сообщества. Количество видов и их численность зависят от запасов отмершей древесины и ее состояния разложения. С увеличением возраста древостоя, количества древесных пород, образующих леса, масса мертвого органического вещества, заключенного в древесине, растет, соответственно увеличивается и видовое разнообразие ксилотрофов.

В среднем для лесов СССР около 40% всех макромицетов принадлежат к группе микоризообразующих, 20% — ксилотрофов и 40% приходится на напочвенные сапротрофы.

Урожаи грибов и их цикличность

Под урожайностью макромицетов в микологии понимают массу видимой их части — спорадически появляющихся плодовых тел грибов, но ведь основная, рабочая часть гриба — мицелий — скрытая от наших глаз в субстрате: лесной подстилке, опаде, древесине, почве. Грибные гифы пронизывают мертвое органическое вещество до уровня внутриклеточных структур, в связи с чем до сих пор не удается достоверно определить запасы мицелия макромицетов ни в лабораторных условиях, ни тем более в природе. Это касается не только грибов, но и многочисленных обитателей лесной подстилки и почвы: водорослей, беспозвоночных животных, микромицетов, бактерий, простейших. Что касается макромицетов, имеются немногочисленные литературные сведения о соотношении массы мицелия и массы плодовых тел, рассчитанные на основе экспериментов, проведенных в лабораторных условиях. Для напочвенных сапротрофов это соотношение составляет 62,6:1, а для симбиотрофов 154:1, т. е. для формирования одного грамма плодового тела гриба в первом случае необходимо 62,6 г мицелия, во втором — 154. Эти цифры внушительны, но сколько же необходимо переработать субстрата, чтобы создать один грамм мицелия? Это пока неизвестно, как и неизвестно физиологическое состояние мицелия в природе, перераспределение вещества и энергии между плодовым телом гриба и мицелием. Исходя из приведенных цифр, мы для ельника Подмосковья (возраст 80 лет, примесь в древостое березы и дуба) рассчитали массу мицелия макромицетов. Она оказалась равной 2,5 т

на 1 га и превосходит по величине массу мхов и травянистых растений. Доля мицелия грибов и других подстилочнообитающих организмов по массе составляет 25% от запасов опада и подстилки в этом лесу. Эта цифра может быть и выше, а это значит, что в лесу мы буквально ходим «по живому», не подозревая, какой удивительный мир организмов у нас под ногами скрыт от наших глаз опавшими листьями, травой, мхами!

Для конкретного леса основную массу плодовых тел формируют симбиотрофы и ксилотрофы, обладающие крупными плодовыми телами, хотя по количеству видов они могут и уступать напочвенным сапротрофам. Колебания урожаев в одном типе леса могут достигать огромных величин в многолетней динамике в основном за счет периодичности массового плодоношения микоризообразователей и дереворазрушающих грибов. Причины периодичности урожаев съедобных грибов обычно связывают с количеством осадков и температурой конкретного года. Имеются даже попытки прогнозировать урожайность грибов, но поскольку прогноз погоды у нас еще не совсем объективен, предсказание урожаев грибов не состоятельно.

При исследовании зависимости урожаев грибов от гидротермических условий учитывают количество осадков, температуру воздуха и почв, предшествующих или совпадающих по времени с их интенсивностью. Однако при этом совершенно не учитываются физиологические циклы развития мицелия, которые наверняка играют ничуть не меньшую роль, чем погодные условия. По нашим наблюдениям, малосходные погодные условия вызывали массовое появление в лесах Подмосковья веселок, ежовика коралловидного с периодичностью соответственно 8 и 5 лет. Речь идет именно о массовом их появлении, так как отдельные экземпляры этих видов изредка встречались и в годы между циклами. Игнорирование физиологической цикличности плодоношения грибов вносит бесконечные разногласия в вопросе о ведущих факторах, определяющих урожайность грибов, а зачастую приводит и к необоснованным суждениям о редкости видов.

Физиологическая цикличность урожаев грибов в чистом виде должна проявляться только в годы, приближающиеся по количеству тепла и влаги к среднемноголетнему, в достаточной степени абстрактному вегетационному периоду. Существенную поправку в этот ритм, безусловно, вносят погодные условия конкретного года, давая толчок к

массовому плодоношению либо более сухолюбивых, либо, наоборот, влаголюбивых видов.

Чтобы разобраться в вопросе, что же определяет массовое появление грибов — погодные условия или физиологическая цикличность, или сочетание обоих фактов, рассмотрим ритмичность плодоношения опенка настоящего или осеннего — одного из самых распространенных и уважаемых грибниками представителей макромицетов. Наблюдения проводились в лесах Подмосковья, но прежде чем переходить к исследованию закономерностей массового появления опенка, необходимо остановиться на некоторых биологических особенностях самого гриба. Осенний опенок космополитный вид, произрастающий на древесине более 200 видов растений, в основном деревьев и кустарников. На территории СССР он встречается в различных природных зонах на видах хвойных и лиственных пород — ели, сосны, пихты, лиственницы, березы, осины, дуба, липы, клена, ясеня, каштана, яблони, сливы, сирени, а также на кустарниках — малине, крыжовнике, смородине. В качестве источника пищи опенок использует как представитель факультативных (необязательных) паразитов углеводы растительных тканей, в большинстве случаев камбия. Оптимальные условия для распространения мицелия и ризоморфов (собранные в темноокрашенные шнуры гифы гриба различной толщины и до нескольких метров длины), а также обилие плодовых тел опенка связывают с влажностью почв и концентрацией кислорода в них. Чем выше содержание кислорода и соответственно ниже содержание углекислого газа, тем выше границы распространения ризоморфов в почве. Во влажных местообитаниях основная масса ризоморфов сосредоточена в верхнем 10-сантиметровом слое почвы. Развитие мицелия в субстрате зависит также от содержания и соотношения в нем углерода и азота. Причем повышенное содержание азота способствует развитию ризоморфов и стимулирует паразитарную активность опенка, а возрастание количества углерода вызывает активное разрастание воздушного мицелия, определяя сапротрофный образ жизни гриба.

В природных условиях опенок может быть и микоризообразователем (у орхидных), и сапротрофом, разлагающим только мертвую древесину, и опасным паразитом, уничтожающим целые массивы лесов. Вопрос о принадлежности опенка осеннего к группе сапротрофных или паразитных дереворазрушающих грибов дискутируется издавна, но большинство советских микологов и лесоводов

относят его к факультативным паразитам. Скорее всего, это так, потому что паразитизм опенка проявляется только в определенных, неблагоприятных для деревьев и кустарников условиях, когда они находятся в ослабленном жизненном состояния (высокий уровень корневой конкуренции между деревьями за питательные элементы, влагу, свет, различного рода повреждения корней и стволов).

Мы изучали распределение и урожайность опенка осеннего в смешанных (елово-лиственных) лесах, осинниках и березняках, искусственных насаждениях ели и сосны различного возраста, вырубках Подмосковья в течение нескольких лет. Опенок в эти годы встречался во всех лесах выше 30-летнего возраста и на вырубках различного возраста. Максимальное количество плодовых тел гриба отмечено во все годы на пнях и валежной древесине ели и березы, на сухостойных деревьях ели, березы, дуба, ивы, лещины (лесной орех). Изредка в отдельные, особенно благоприятные и урожайные, годы отмечалось нахождение опенка на пнях и сухостое осины, черемухи, сосны, сирени. На древесине липы и клена плодовых тел гриба не найдено.

В качестве паразита опенок в названных лесах встречался в основном на корнях и у основания стволов ели в искусственных ее посадках в возрасте от 40 до 80 лет. Большое количество плодовых тел сплошь покрывает нижние части стволов деревьев, от уровня земли до высоты одного метра. Это темные леса с почти полным отсутствием напочвенного травяного покрова. Стоящие в рядах деревья (расстояние между рядами около 5 м, между деревьями в рядах — 3 м) к указанному возрасту оказываются в условиях жесткой конкуренции, следствием чего является угнетенное, ослабленное состояние отдельных деревьев. В тканях таких деревьев происходят и физиологические изменения: снижается активность окислительно-восстановительных процессов, уменьшается количество аминокислот и глюкозидов в корнях. На корнях и у основания деревьев, находящихся в более благоприятных условиях (опушки посадок, зоны их контакта с просеками, лесными дорогами), опят не обнаружено. Механическое же нарушение корневой системы деревьев (обрубка корней) моментально (на первый, второй год) вызывает массовое появление опенка в зоне повреждения. Такая быстрая реакция подтверждена экспериментами с выращиванием опенка в культуре (лабораторные условия), когда на мицелии, выращенном из спор, плодовые тела образовывались через 2—5 мес на древесине ели и сосны.

Реже опенок встречается на живых деревьях березы и дуба, и то только тогда, когда они находятся на гранях своего жизненного уровня (возраста) или механически повреждены, или повреждены жуками-короедами. В качестве субстрата в этих случаях гриб использует отмершие части коры. В отдельные годы массового плодоношения опенок встречается на живом подросте ели, березы, дуба, где молодые деревца образуют непроходимые заросли.

Таким образом, опенок как факультативный паразит выступает в роли индикатора угнетенного состояния деревьев и способствует выпадению их из древостоя (изреживанию), выполняя роль санитара и биологического регулятора видового состава и численности растений. При выпадении отдельных деревьев образуются окна в древесном пологе, изменяются экологические условия для рядом стоящих деревьев, т. е. увеличивается площадь питания корневой системы, бо́льшее количество осадков проникает к поверхности почвы, изменяется освещенность, перестраивается напочвенный покров. Проникновение ультрафиолетовой части солнечной радиации к поверхности корневых лап и оснований стволов деревьев может служить причиной подавления паразитарной активности опенка.

Более типичным в названных лесах является сапротрофный тип развития опенка. Он встречается на пнях и валеже под пологом леса и на вырубках. Пни лиственных пород деревьев заселяются грибом обычно в первый же год их существования независимо от того, было дерево поражено паразитной формой опенка или не было. После рубки ели, в случае, если при жизни на ней не было опенка, появление плодовых тел гриба наблюдается не ранее, чем через 2 года и продолжается на протяжении 8 лет. На вырубках и просеках опенок плодоносит в течение 10—15 лет до почти полного разложения древесины, скорость которого зависит от экологической обстановки конкретного местообитания.

Так, на протяжении 1969—1980 гг. наблюдалось наряду с редким и единичным появлением опенка в определенных местообитаниях и на определенном субстрате массовое его плодоношение. Сроки начала плодоношения опенка осеннего в лесах Подмосковья колеблются в интервале 10 дней, с 26 августа по 7 сентября. Исключение составлял только 1972 год, необычайно жаркий и сухой,

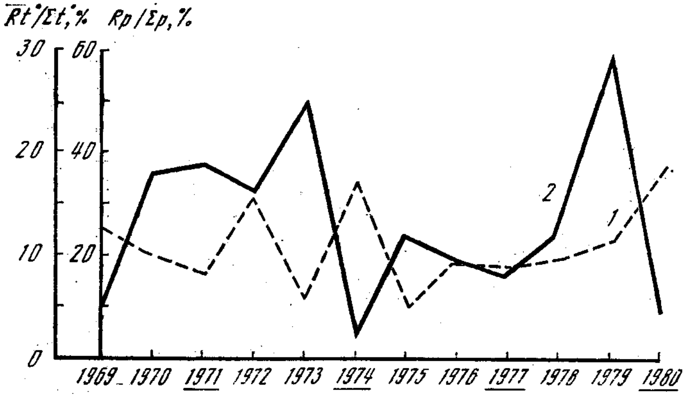


Рис. 8. Количество осадков, суммы положительных температур и плодоношение Armillariella mellea

Rt^0 — результирующая температура месяцев (май — август); Rp — результирующая осадков тех же месяцев, мм; Σp — сумма осадков, выпавших к 1 сентября; Σt^0 — сумма положительных температур, накопленных к 1 сентября; 1 — $Rt^0/\Sigma t^0$, %; 2 — $Rp/\Sigma p$, %. Подчеркнуты годы массового плодоношения опенка

когда горели торфяники и леса в Московской, Рязанской, Владимирской, Горьковской, Костромской и других областях. В то лето грибов практически не было, температура подстилки в лесах в июле поднималась до невероятной отметки +37° и при полном отсутствии осадков мицелий многих грибов сильно пострадал, а некоторых погиб (напочвенных сапротрофов, обладающих мелкими плодовыми телами). Опенок в этот год появился лишь 18 сентября, после выпадения дождей в очень небольшом количестве. Многие микологи связывают годы массового плодоношения опенка с резкими перепадами температуры воздуха в конце лета и увеличением количества осадков, вызывающих высокие показатели относительной влажности воздуха. Исходя из этого, мы проанализировали погодичное количество осадков в течение вегетационного периода, т. е. изменение влажности субстрата до средних сроков появления плодовых тел опенка (к 1 сентября), количество выпавших осадков подекадно в августе, а также сумму положительных температур, накопленных к 1 сентября, изменения средних, минимальных и максимальных температур воздуха ежемесячно и подекадно.

Рассмотрим вначале зависимость урожайности опенка осеннего (Armillariella mellea) от погодичных изменений температуры. На рис. 8 показана величина, отражающая

отношение результирующей накопленных положительных температур четырех месяцев (май — август) к сумме температур за эти месяцы. Она указывает на равномерность накопления тепла; чем ближе к 0° С, тем равномернее распределены температуры в течение исследуемого периода. Абсолютная величина результирующей колеблется от 25 до 320° соответственно в 1979 и 1972 гг. Максимальное количество накопленных положительных температур в июне наблюдалось только в 1969 г., в июле — в 1973, 1974, 1975, 1977 и 1979 гг., в августе — в 1970, 1971, 1972, 1976, 1978 и 1980 гг. Как видно из рисунка, накопление температур происходит с выраженными колебаниями минимума и максимума, период колебаний составляет 2 года. На этом же рисунке отмечены годы с массовым плодоношением опенка. Анализ показывает, что периоды колебаний исследуемых явлений не совпадают. Были рассмотрены и показатели накопленных к 1 сентября (началу плодоношения опенка) положительных температур. Во все исследуемые годы она к этому времени равнялась 2 000—2 500°. Различия эти определяются суммой температур март — конец июня. Месячные и подекадные средние, максимальные и минимальные температуры воздуха вариабельны, а их анализ не дает никаких оснований связывать их величину и изменчивость с периодичностью плодоношения опенка. Можно лишь отметить, что массовому появлению плодовых тел гриба соответствуют величины абсолютного минимума температур — от −1 до +3°, абсолютного максимума — от +18 до +22° в августе.

Как было отмечено, наиболее резкие различия в накоплении суммы положительных температур наблюдаются в весенние месяцы и особенно в апреле. Амплитуда колебаний этой величины по годам достигает 275°, однако высоким урожаям опенка сопутствуют значения суммы положительных температур в очень узких пределах — 80—90°. Это единственная закономерность, которую нам удалось обнаружить.

Количество выпавших осадков в исследуемые годы резко различается в своем распределении по месяцам, декадам и сумме к 1 сентября. Такого четкого и ритмичного колебания минимума и максимума, которое было отмечено для суммы положительных температур, в случае с осадками не наблюдается. Об этом свидетельствуют данные, представленные на рис. 9. Отношение результирующей четырех месяцев (май — август) к сумме осадков, выпавших за эти месяцы, указывает на резко выражен-

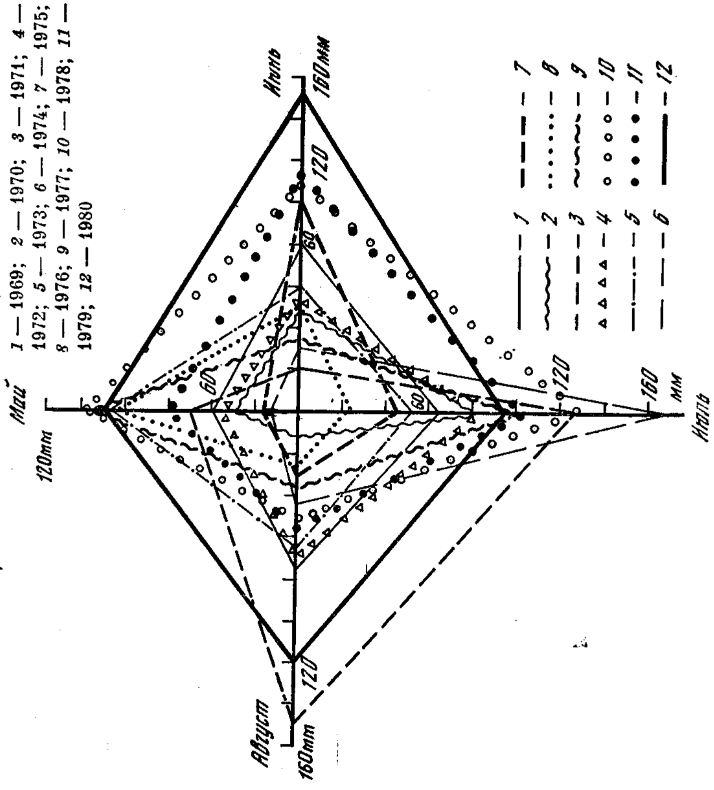
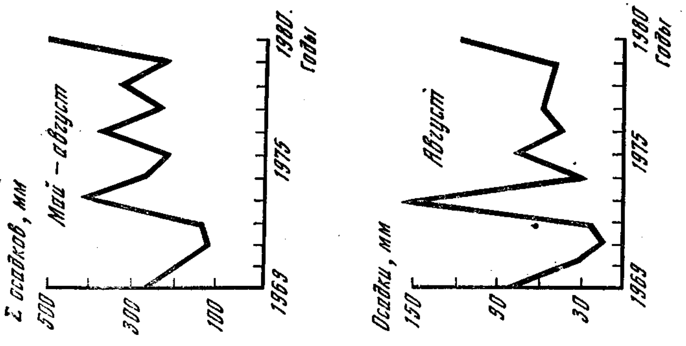


Рис. 9. Амплитуда колебаний выпавших в 1969—1980 гг. осадков

1 — 1969; 2 — 1970; 3 — 1971; 4 — 1972; 5 — 1973; 6 — 1974; 7 — 1975; 8 — 1976; 9 — 1977; 10 — 1978; 11 — 1979; 12 — 1980



ную их неравномерность. Причем никакой зависимости между массовым плодоношением опенка и распределением осадков не наблюдается. Однако можно отметить, что урожайным годам соответствует более или менее равномерное распределение осадков, когда величина отклонения их в различные месяцы не превышает 5—8%. Между абсолютным количеством осадков, выпавших к началу плодоношения опенка, а также ежемесячным и подекадным их режимами и появлением плодовых тел гриба зависимости не найдено. Некоторую информацию о связи этих явлений дает количество осадков, выпавших в последнюю декаду августа, перед непосредственным началом плодоношения. Сумма их колеблется от 3 до 5 в 1971, 1974 и 1977 гг. до 32 мм в 1980 г.

Одновременный анализ распределения температур и осадков в связи с цикличностью плодоношения опенка показывает, что урожайные годы характеризуются довольно резкими различиями в показателях суммы накопленных положительных температур и количества выпавших к 1 сентября осадков. В 1971 г. максимальное количество осадков выпало в июле на фоне равномерного накопления температур; 1974 г. (год массового появления опенка) характеризуется жарким июнем при влажном июле; 1977 г. — максимально влажным июнем и жарким июлем и, наконец, 1980 г. — самыми высокими показателями температуры и осадков в августе. Периодичность массового развития опенка, как видно из рис. 9, составляет 3 года и не совпадает с рассмотренными показателями температурного режима и режима влажности. По-видимому, такая цикличность урожаев опенка связана с иными причинами, такими, как, например, физиологические особенности развития гриба, в частности накопление достаточного количества веществ и энергии в мицелии.

Периодичность плодоношения макромицетов зависит от сочетания очень многих факторов. На рис. 10 показана многолетняя динамика количества видов и массы грибов различных экологических групп в одном и том же типе леса. Амплитуда колебаний массы грибов всех групп равна 14,8 кг/га, т. е. приближается к среднемноголетним значениям урожая плодовых тел. Такие различия определяются экстремальными годами, каковым оказался 1972 год. В основном же для лесов Подмосковья различия в урожайности грибов составляют 5—6 кг/га и совпадают по цикличности с суммой накопленных положительных температур за период май — сентябрь. Величина этого

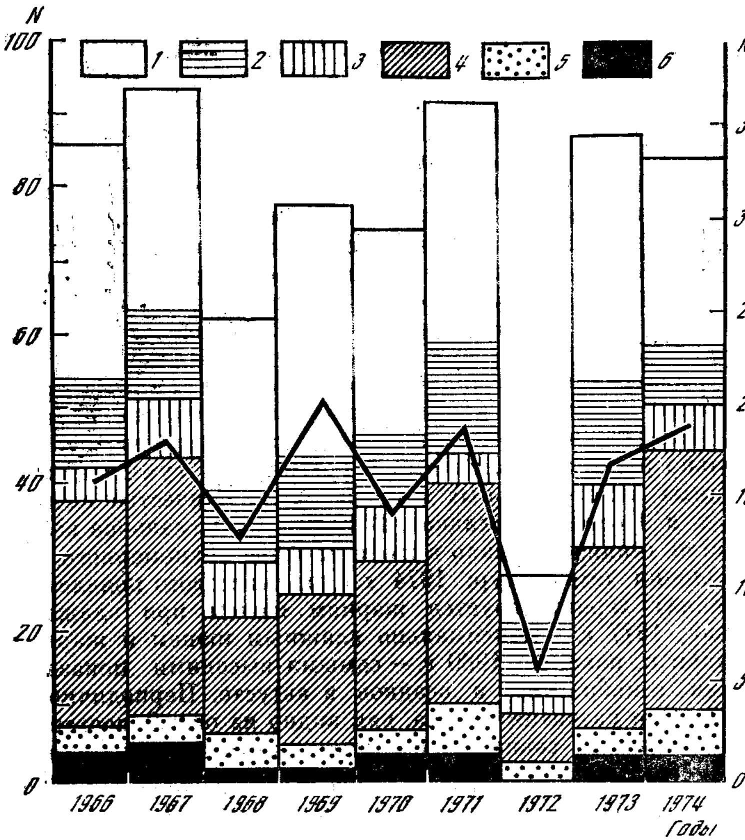


Рис. 10. Динамика трофической структуры и биомассы макромицетов (липо-ельник зеленомошно-волосистоосоковый)

Число видов: *1* — симбиотрофов; *2* — ксилотрофов; *3* — гумусовых сапротрофов; *4* — подстилочных сапротрофов; *5* — сапротрофов на опаде; *6* — грибов других трофических групп. Жирной линией обозначена масса макромицетов, кг/га (абс. сухой вес); *N* — число видов; *M* — масса грибов

цикла — 2 года, а поскольку основу массы грибов составляют макромицеты с крупными плодовыми телами, относящиеся к симбиотрофам, можно считать, что периодичность урожаев таких грибов, как сыроежки, грузди, рядовки, паутинники, белые и березовики, составляют именно 2 года.

Наибольшей стабильностью в отношении видового состава, численности и массы обладают ксилотрофы и гумусовые сапротрофы, мицелий которых не испытывает в силу своего пространственного положения (защищенности) таких резких колебаний температуры и влажности, как мицелий грибов, расположенных в верхних слоях подстилки. Кроме того, как указывалось ранее, ксилотрофы имеют специфические приспособления для перенесения неблагоприятных погодных условий. Однако самыми консервативными в отношении количества видов и массы оказываются в многолетней динамике сапротрофы на опаде. Объясняется это уникальными физиологическими особенностями плодовых тел этих грибов. На опавших хвоинках и веточках хвойных пород постоянно присутствует в «увядшем» состоянии большое количество хрящеватых тонких (до одного миллиметра) ножек плодовых тел с зачатками шляпок (рис. 10). При повышении относительной влажности приземного слоя воздуха до 70—80% они тут же восстанавливают тургор тканей с минимальной затратой на этот процесс веществ и энергии.

Подстилочные сапротрофы наиболее уязвимы в отношении погодных условий, так как их мицелий, находящийся в различных слоях подстилки, слабо защищен от перепадов температуры и влажности, у них нет симбионтов, которые могли бы помочь им в защите, и нет специальных приспособлений, как у ксилотрофов (ризоморфов), для перенесения неблагоприятных условий.

Масса и количество видов макромицетов в течение одного сезона постепенно увеличиваются с мая, достигая максимальных значений в августе — начале сентября, а затем резко или медленно в зависимости от погодных условий конкретного года уменьшаются. Заканчивается плодоношение всех представителей экологических групп грибов в октябре — начале ноября. Самыми холодостойкими являются некоторые виды ксилотрофов и симбиотрофов, замерзающих на корню (опята, белые, рядовки).

Такое распределение массы макромицетов характерно для лесов умеренного климата. В районах с резко выраженным недостатком тепла за вегетационный период (на севере) и влаги (на юге) сроки роста, увеличения размеров и массы плодовых тел грибов укорачиваются по сравнению, например, с Подмосковьем в 2—3 раза. Реакция мицелия грибов на дефицитные тепло и влагу моментальная, почти как у сапротрофов на опаде. Здесь не каждый год создаются благоприятные погодные условия для образования плодовых тел грибов, но, когда это происходит, масса их

огромна — 80—100 кг/га, а количество грибов на одном квадратном метре достигает 10 экз.

Обычно каждый гриб появляется в определенное для него время, однако в некоторые годы чисто погодные условия могут сдвигать сроки плодоношения. Так, например, в лесах Подмосковья понижение дневной температуры в июле 1976 г. до +10—12°, сопровождавшееся затяжными моросящими дождями, спровоцировало появление плодовых тел типично осенних видов — волнушки розовой и черного груздя. Отклонения в температуре и количестве осадков летом 1983 г. изменили все сроки развития грибов. Жаркая и влажная погода в июне — июле вызвала массовое развитие «колосовиков» — белых и березовиков и затянула их плодоношение на 1,5—2 мес. в отличие от среднемноголетнего (1,5—2 нед). Наступившая за этим жаркая и сухая погода августа исключила плодоношение всех симбиотрофов, связанных по срокам с этим месяцем.

Таким образом, на цикличность, величину урожаев, количество видов грибов влияет много факторов, среди которых основными являются физиологическое состояние мицелия и сочетание температуры и влаги в субстрате. Но ни в коем случае нельзя связывать урожайность макромицетов только с одним из них, например с осадками или температурой, как это зачастую у нас делается даже в научной (микологической) литературе.

Лес — среда обитания грибов

Когда мы произносим слово «гриб», перед нашим мысленным взором сразу возникают леса: светлые березняки и сосняки, темные мрачные ельники, влажные и сухие, травяные, моховые, лишайниковые — словом, самые разные. И эта аналогия не случайна, ведь большинство грибов макромицетов (95%) — обитатели лесов. Взаимосвязи грибов с лесом разнообразны и сложны. Они осуществляются через атмосферу, растения, почву, животных, микроорганизмы и могут быть положительными или отрицательными, специфичными или универсальными, контактными или опосредованными. Грибы — полноправные жители лесов, и существовать вне леса они не могут. Для макромицетов в первую очередь важен состав древесных пород в лесу и почвенно-грунтовые условия, в которых они находятся. Просто ельник или сосняк еще ничего не

говорят грибнику о том, сколько и каких грибов он может в них собрать. А это необходимо знать, чтобы не уйти из леса пустым. Охарактеризуем основные типы лесов на территории СССР по признаку произрастания в них различных видов грибов.

Одной из самых распространенных древесных пород считается ель, образующая чистые и смешанные насаждения в смеси с березой, осиной, ольхой, сосной, пихтой, кедром и лиственницей. Ельники обычно занимают относительно богатые суглинистые и супесчаные почвы и редко бывают однопородными. В зависимости от почвенно-грунтовой влагообеспеченности и по мере ее увеличения ельники образуют ряд типов: неморальные (в основном папоротниковые), кислично-черничные и черничные, долгомошные и сфагновые, болотно-травяные. Ельники не очень богаты съедобными грибами. Здесь можно найти: рыжики (больше всего их в молодых мертвопокровных густых ельниках); белые (еловая, светлоголовая форма); грузди: желтый, обыкновенный или гладыш (во влажных и сырых ельниках); сыроежки: буреющую (бордово-коричневая шляпка, мякоть ножки и шляпки при разламывании сереет и имеет селедочный запах); Келе (шляпка фиолетово-пурпурно-бурая, ножка красновато-фиолетовая), неприятную (шляпка бледно-красновато-сероватая, ножка белая), болотную (шляпка красно-буроватая, ножка белая или розоватая, растет в долгомошных и сфагновых ельниках). Кроме названных грибов, в ельниках растут и малоизвестные съедобные грибы, такие, например, как мокруха еловая, шампиньон лесной, говорушка бокаловидная. Из несъедобных и ядовитых в ельниках можно встретить иногда в большом количестве паутинник вонючий, мухомор порфировый (шляпка фиолетово-пурпурно-серая с крупными грязно-белыми лоскутами), ложноопенок серно-желтый. В отдельные годы в различных ельниках можно много собрать осенних опят, свинушек.

Сосновые леса в отличие от еловых занимают бедные песчаные, каменистые, торфяные почвы. По отношению к почвенной влагообеспеченности они, как и ельники, образуют ряды. Самые сухие сосняки — лишайниковые и вересковые, за ними (по мере увеличения влажности почв) идут зеленомошные, брусничные, черничные, долгомошные, сфагновые, и, наконец, самые «болотные» — пушициево- и осоково-сфагновые. По сравнению с ельниками сосняки очень богаты грибами, как съедобными, так и ядовитыми. С ранней весны, как только сойдет снег,

появляются в сосновых лесах строчки, которые после соответствующей обработки (прокипятить не менее 20 мин и отвар обязательно слить) вполне можно употреблять в пищу. С июня по опушкам сосняков и в молодняках «высыпают» плодовые тела масленка зернистого (шляпка желто-охристо-коричневая, ножка без кольца), а в августе к нему присоединяется масленок поздний (шляпка густослизистая шоколадно-темно-коричневая, ножка с кольцом). Они образуют целые поля, только жаль, что бóльшая часть маслят бывает червивая. В конце июля — начале августа в сосняках грибное изобилие. Группами попадаются темноголовые боровики, крепкие, красные рыжики (в отличие от хрупких зеленоватых еловых). В зеленомошных сосняках особенно много моховиков желто-бурых (шляпка грязно-желтая, ножка желтоватая, мякоть на изломе быстро синеет, трубчатый слой очень плотный, табачно-бурого цвета). К тому же роду, что и моховик, относится решетник, или козляк, тоже очень распространенный в сосняках гриб (шляпка неопушенная, блестящая, оранжево-коричневая, мякоть плотная, желтовато-буроватая, трубчатый гименофор с широкими неправильно-угловатыми порами). Из млечников чаще всего в сосняках встречается горькушка (шляпка сухая, темно-красно-бурая с сосочком в центре, млечный сок белый, обильный и едкий), млечник серо-розовый (шляпка сухая, серовато-розоватая, млечный сок водянисто-белый, не едкий, мякоть с сильным запахом кумарина) и млечник белый (шляпка желтовато-белая, млечный сок водянисто-белый, не едкий, пластинки при надавливании становятся оливково-охристыми). Сыроежек в сосновых лесах тоже довольно много. Одна из самых распространенных — подгруздок черный, обычно грибниками непричисляемый к сыроежкам. Внешне гриб напоминает грузди, но у него нет млечного сока. Растет в основном в зеленомошных сосняках и образует большие скопления плодовых тел. Шляпка довольно больших размеров (до 15 см), ножка короткая (3—4 см) и толстая, кожица на шляпке гладкая, липкая, грязно-бурая. Мякоть плотная, на изломе быстро становится розовато-серого, а затем черного цвета. Это хороший съедобный гриб, но, как и маслята, очень часто бывает червивым. В болотистых сосняках, особенно по краям, встречается крупная оранжево-желтая сыроежка. Мякоть шляпки и ножки серая, за что она и получила название сыроежки сереющей. Вместе с ней попадается сыроежка болотная с красно-буроватой,

иногда пятнистой шляпкой и белой или розоватой ножкой. В сосняках раздолье для съедобных рядовок. Самая знаменитая из них зеленушка, приравненная по вкусовым качествам к грибам первой категории. Шляпка у нее сла-бослизистая или клейкая оливково-буроватая, а по краям зеленоватая. Похожа на зеленушку и другая рядовка — серая, но шляпка у нее оливково-серо-бурая и пластинки более ярко окрашены (с лимонно-желтым оттенком). Встречается в те же сроки (август—октябрь), что и зеленушка, и также обильна. К двум названным съедобным рядовкам относится и рядовка чешуйчатая, приуроченная к зеленомошным соснякам и образующая здесь в августе—сентябре большие скопления плодовых тел группового распределения. Шляпка у нее радиально-чешуйчато-волокнистая, коричнево-бурая, а ножка довольно высокая (5—10 см) и тонкая (1—1,5 см). Близка к ней по окраске шляпки и тоже съедобна бело-бурая рядовка, но отличается мучным запахом мякоти и короткой ножкой (3—5 см), а также отсутствием чешуек и слабой слизистости на шляпке.

К малоизвестным съедобным грибам в сосняках с примесью дуба относится синяк, настораживающий грибников, по-видимому, ярко-синим цветом мякоти на изломе. Он относится к трубчатым грибам, шляпка и ножка палевого или бледно-терракотового цвета. Растет в изобилии с конца июля до сентября обычно вдоль дорог или в разреженных сосняках и суборях. Во многих районах СССР грибниками игнорируется и другой, очень распространенный, особенно в зеленомошных сосняках, съедобный гриб-колпак кольчатый. По внешнему виду он напоминает известный всем валуй, но шляпка у него сухая, палево- или глинисто-желтая, на верхушке с мучнистым налетом, а пластинки широкие, охристо-ржаво-бурые, на ножке имеется пленчатое кольцо, как у шампиньона. Это крупный гриб (шляпка диаметром до 8 см, ножка высотой 8—10 см), образующий с середины лета до конца осени скопления плодовых тел, четко приуроченных к сплошному зеленому ковру мхов.

Много в сосняках ядовитых и несъедобных грибов с крупными плодовыми телами. Из несъедобных в первую очередь надо отметить желчный гриб, растущий на почве или древесине. В последнем случае обычно в переувлажненных сосняках. Он очень похож на березовик или белый со светлоокрашенной шляпкой по форме и окраске, но отличается от них очень горькой и розовеющей на изломе

мякотью, а также темно-бурым сетчатым рисунком на ножке. Гриб не смертельно ядовит, но может вызывать поражение печени. К условно съедобным относится свинушка толстая, обитающая на пнях сосны или около них. Отличается от свинушки тонкой войлочно-бархатистой, черновато-бурой, толстой ножкой и желтоватой, горькой мякотью. При большом количестве отличных съедобных грибов, растущих в сосняках, лучше ее не собирать. Из мухоморов в сосновых лесах встречаются красный, желтый, оба ядовиты. Последний приурочен к зеленомошным соснякам, имеет относительно небольшую шляпку (диаметр до 7 см) желтого цвета, рубчатую по краю, с очень редкими белыми лоскутками. Ножка тонкая, белая, с небольшим вздутием у основания. Ядовитым считается и ложнодождевик обыкновенный, который встречается повсеместно в различных сосняках, иногда в большом количестве, особенно вдоль дорог. Он представляет собой шар диаметром до 10 см и более палево-желто-охристого цвета, покрытый крупными чешуйками. Внутренность шара черно-фиолетового цвета, на изломе напоминает черную икру.

Березовые леса, как и сосновые, распространены на огромных пространствах. Кроме того, береза в качестве примеси присутствует почти во всех хвойных лесах, чем значительно обогащает в них видовое разнообразие грибов. Березняки по праву считаются грибными, так как с различными видами берез связано плодоношение большого количества ценных съедобных грибов. Из них на первом месте стоит, конечно, белый (березовая форма) с очень светлой беловато-буроватой, иногда охристой шляпкой и более тонкой, чем у боровиков, ножкой. Очень разнообразны в названных лесах подберезовики, резко отличные по форме и окраске. В болотных березняках встречается белая форма березовика. В молодости шляпка чисто-белая, к старости становится грязно-белой с зеленоватым оттенком, ножка довольно тонкая и длинная. На одной болотной кочке иногда умещается до полусотни утопающих во мху грибов. В более сухих березняках можно встретить березовик окисляющийся с желто-бурой шляпкой и розовеющей на изломе мякотью. Ножка у него толще, чем у болотного, и покрыта черно-бурыми чешуйками. Бывают березовики с почти черными шляпками, толстыми ножками, покрытыми черно-бурыми чешуйками. Они обычно растут в сыроватых березняках и по краям сфагновых болот. В сухих березовых лесах с мая появляется березовик обыкновенный. Шляпка у него достигает диаметра до 20 см, серовато-буроватая, ножка длинная, нередко расширяющаяся к основанию, покрытая почти черными чешуйками. Нередко встречается в березняках и осиновик желто-бурый. Он отличается от истинного подосиновика очень плотной желто-бурой шляпкой, достигающей в диаметре 30 см, белой ножкой с черными чешуйками и мякотью, которая на изломе сначала приобретает розово-лиловый цвет, а затем грязно-серый.

С березой связаны и верны ей многие виды млечников. Среди них особое место принадлежит груздю настоящему. Излюбленное место для него, как и для подосиновика желто-бурого,— березники на супесчаных и песчаных почвах. Здесь он встречается в большом количестве. Шляпка у груздя очень слизистая с густоопушенным подвернутым вниз краем (до 20 см в диаметре), белая или чуть желтоватая. Млечный сок белый, едкий, на воздухе становится серо-желтым. Верен березе и черный груздь с такой же слизистой, по краю волосисто-опушенной, шляпкой зеленовато- или оливково-бурого цвета. В старых березняках часто встречается в большом количестве волнушка, а в молодых — белянка, очень похожая на волнушку, но с белой, опушенной по краю, шляпкой без концентрических зон.

Много в березовых лесах сыроежек. С конца июля в разреженных березняках и по опушкам можно видеть «стада» волуев, относящихся к этому роду, и подгруздков белых, очень похожих на грузди, но без млечного сока. Шляпка у подгруздка гладкая, край небахромчатый, часто круто подвернутый книзу. Цвет шляпки грязновато-желтовато-белый. Пластинки частые с голубоватым оттенком. К сожалению, как и валуй, часто поражается грибными мухами и комарами. Из других видов сыроежек наиболее распространены в березняках синевато-зеленая (названа по цвету шляпки) и пищевая с красновато-буроватой шляпкой и твердой белой ножкой.

Одним из самых известных и любимых многими спутников березы можно считать лисичку. С июня на березовых опушках появляются россыпи лисичек. Здесь они «толстые», с завернутым краем палевой шляпки. В глубине леса лисички более ярко окрашены, «тоньше», с почти воронковидной шляпкой. Скорее всего, это разные экологические формы одного вида.

Из мухоморов особую любовь к березе питают красный (ядовитый) и серо-розовый (съедобный). Шляпка у последнего серовато-розоватая, покрыта многочисленными

грязно-розовато-белыми лоскутками и бородавками. Ножка почти одноцветна со шляпкой, краснеющая. Большие скопления плодовых тел гриба приурочены обычно к опушкам.

Осиновые леса довольно широко распространены на территории СССР. Произрастают они, как правило, на более или менее плодородных почвах и потому, вероятно, не имеют такого количества симбиотрофов. Как и тополевые леса, осинники бедны съедобными грибами (тополь и осина относятся к одному ботаническому роду). Безусловно, верным осине считается осиновик красно-бурый, отличающийся от желто-бурового, березового менее плотной мякотью, меньшими размерами шляпки, окрашенной в яркий оранжевый цвет, и мякотью, которая на изломе сначала лиловеет, затем чернеет. Чешуйки на ножке вначале белые, потом темно-бурые. Особенно много подосиновика в молодых мертвопокровных осинниках с неустойчивым избыточным почвенным увлажнением. Другой, не менее верный спутник осины — груздь осиновый, часто встречающийся и в тополевых лесах. Шляпка у него слизистая, белая с размытыми розовато-красноватыми пятнами и слабозаметными водянистыми концентрическими зонами. Край шляпки завернут вниз. Млечный сок белый, едкий. Пластинки частые, тонкие, кремово-розоватые. Ножка короткая, одноцветная, со шляпкой. Из других съедобных грибов в осинниках растут опенок осенний и другой представитель дереворазрушающих грибов — вешенка. Последняя обитает на отмершей древесине осины большими группами. Плодовые тела обычно черепитчато расположены на субстрате.

Дубовые леса очень неравнозначны по количеству встречающихся в них съедобных и ядовитых грибов. В дубравах, растущих на богатых глинистых и суглинистых почвах, грибов очень мало. Значительно увеличивается их количество в дубовых лесах на супесях. Здесь встречается в довольно большом количестве дубовая форма белого гриба, отличающаяся от описанных форм серовато-буроватой с белесыми пятнами шляпкой и приземистой бочкообразной ножкой. Также часто можно видеть здесь и дубовик. Шляпка у него буро-оливково-коричневая с темно-красным оттенком. Низ шляпки темно-красный. Мякоть желтоватая, быстро синеющая на изломе. Ножка желтая, книзу с красноватым оттенком. Похож на него другой дубовик — зернистоногий, но отличается от первого темно-буро-коричневой шляпкой и ножкой желтого цвета, густо покрытой красными мелкими чешуйками. Мякоть шляпки

и ножки на изломе быстро синеет. Низ шляпки оранжево-красный. Оба дубовика вполне съедобны. По форме, размеру и окраске близок к описанным грибам сатанинский гриб, считавшийся одним из самых ядовитых. Однако в последнее время появились сведения о нем как о съедобном и даже вкусном. Из трубчатых в дубравах встречается дубовая форма подосиновика. Шляпка у него кирпично-красного цвета, а ножка густо покрыта кирпично-коричневыми чешуйками. Мякоть на изломе лиловеет и не становится такой темной, как у подосиновика осиновой формы.

Из груздей к дубу приурочены груздь перечный (похож на скрипицу) и груздь дубовый. Шляпка у него слизистая, желтовато-буроватая, с оранжевым или охряным оттенком. Мякоть на изломе розовато-буроватая. Млечный сок водянистый, едкий. Еще млечник, встречающийся в дубравах довольно часто и повсеместно, называется подмолочник, или подорешник. Кирпично-красная шляпка и одноцветная с нею ножка при надавливании буреют. Млечный сок очень обильный, белый, сладковатый на вкус. Довольно много в дубравах млечников с мелкими плодовыми телами (шляпки диаметром не более 3—5 см). Из них самые распространенные: млечник нейтральный, зонистый, древесинный, краснеющий, серо-зеленый и др.

Крупные сыроежки в дубовых лесах представлены такими видами: сыроежка красивая с розово-красной шляпкой и ножкой; лиловатая с клейкой лиловато-сиреневой или розовой шляпкой и белой ножкой; темно-пурпуровая с пурпурно-фиолетовой, почти черной шляпкой и белой или розовато-сероватой ножкой; зеленоватая с серовато-зеленоватой шляпкой и чуть зеленоватой, буреющей у основания ножкой; буреющая с оливково-зеленовато-буроватой шляпкой и белой с размытыми розовыми пятнами ножкой; сине-желтая, очень крупная (шляпка до 12 см в диаметре), шляпка по краю синеватая, с пурпурно-бурым или фиолетовым оттенком, в центре желтовато-оливково-зеленоватая, ножка белая, суженная книзу.

Из других съедобных грибов в различных дубравах встречаются моховики зеленый и краснеющий, опенок осенний, трюфель черный, вешенки, кесарев гриб из рода мухоморов.

Одним из самых ядовитых грибов дубовых лесов, смертельно опасных для человека, является бледная поганка, встречающаяся и в других лиственных лесах, но реже. Опасность для грибников она представляет тем, что в отличие от других мухоморов чаще всего лишена хлопьев на

шляпке, верного их признака, но у нее на редкость отвратительный цвет — желтовато-оливково-зеленоватый, а на ножке такого же цвета муаровый рисунок. Почти незаметно и колечко на ножке, а иногда оно отсутствует. Плодовое тело гриба довольно крупное (шляпка диаметром до 10 см, такой же высоты ножка), и при отсутствии явных «мухоморных» признаков бледная поганка может привлекать внимание собирателей грибов. Будьте внимательны и осторожны, смертность при отравлении бледной поганкой почти 100%!

Бóльшая часть Сибири занята лиственничными лесами, составленными из двух основных пород — лиственницы сибирской и даурской. Видовой состав грибов макромицетов в них довольно разнообразный, но верными лиственнице и очень массовыми являются болетин азиатский с очень яркой, винно-красного цвета шляпкой; лиственничный масленок со слизистой шляпкой от желтого до оранжево-буроватого цвета и желтоватой, книзу красновато-буроватой ножкой, на которой колечко от покрывала, закрывающего нижнюю поверхность шляпки, быстро отпадает; масленок лиственничный серый со слизистой, беловато-сероватой шляпкой, грязно-белым или серовато-буроватым трубчатым слоем и одноцветной со шляпкой, несколько вздутой у основания, ножкой. Последние два вида сопровождают лиственницу в искусственных посадках европейской части СССР до самых восточных границ. Все они съедобны, как и другие, встречающиеся в лиственничниках болетинусы. Поскольку в лиственничниках часто в качестве примеси встречается береза и некоторые другие породы деревьев, они вносят разнообразие в видовой состав съедобных и ядовитых грибов лиственничных лесов, т. е. «ведут» за собой верных им микоризообразователей и представителей других экологических групп макромицетов.

Мы в самых общих чертах охарактеризовали различные леса по признаку грибного населения, но в каждом конкретном регионе набор видов, сроки их массового плодоношения, соотношение экологических групп грибов сильно варьируют в зависимости от почвенно-грунтовых и гидротермических (погодных) условий обитания.

Существенные коррективы в местные погодные условия вносят видовой состав и обилие напочвенного покрова — травяного, мохового, лишайникового, изменяющих микроклимат под пологом леса. Особенно чувствительны к микроклиматическим изменениям подстилочнообитающие макромицеты с мелкими плодовыми телами. Травяной покров в одном и том же лесу может состоять из различных видов, создающих для обитающих под их «пологом» грибов специфический микроклимат. Посмотрим, как некоторые представители травяного покрова влияют на количество видов и обилие подстилочных макромицетов. В качестве примера возьмем смешанный лес в Подмосковье. На площади около 1 га в нем встречаются различные участки, находящиеся под влиянием ели, дуба, липы, осины, и небольшие лесные полянки, образовавшиеся в результате выпадения из древостоя одного или нескольких деревьев. Одним из доминантов травяного покрова в еловых участках выступает осока волосистая, вегетативное размножение которой способствует образованию очень плотного и густого покрова. Ее отмершие листья рыхлым и толстым слоем в 4—5 см покрывают поверхность подстилки, механически препятствуя росту маленьких подстилочных сапротрофов. Почва и подстилка под «пологом» осоки волосистой сильно иссушаются. Большая масса листьев много влаги расходует на транспирацию. Слой отмерших листьев подавляет и полностью исключает развитие мхов и подроста ели, стабилизирующих температуру и влажность условий обитания. Таким образом, микроклимат, создаваемый осокой волосистой, характеризуется резко выраженной сухостью. На участках, покрытых сплошным покровом осоки, к поверхности почвы проникает на 20% осадков меньше, чем в местах, лишенных ее. Температура на поверхности подстилки под осокой в дневные часы на 1,5—2° выше, а после 18 ч на 1—1,5° ниже, чем в окружающих участках с иными доминантами травяного покрова. В результате всех названных особенностей микроклимата в осоковых участках количество подстилочных сапротрофов оказывается в 3 раза, а численность их в 5—6 раз меньше, чем в елово-кисличных и елово-зеленомошных. Микроэкологические условия, создаваемые осокой волосистой, влияют также на размеры и оводненность плодовых тел напочвенных сапротрофов. Средний вес и высота их на 10—15% меньше, а оводненность на 10% ниже, чем у тех же видов грибов, встречающихся в других еловых участках. При удалении весной отмерших листьев и зеленой массы осоки к концу августа в большом количестве появляются не отмеченные ранее в этих местообитаниях виды подстилочных сапротрофов. Это значит, что их мицелий находится в подстилке, но на стадии вегетативного состояния, без образования плодовых тел. Таким образом, осока волосистая ока-

зывает явно угнетающее влияние на развитие подстилочных сапротрофов с помощью ксерофитизации гидротермического режима под ее пологом и механического воздействия отмерших листьев на плодовые тела.

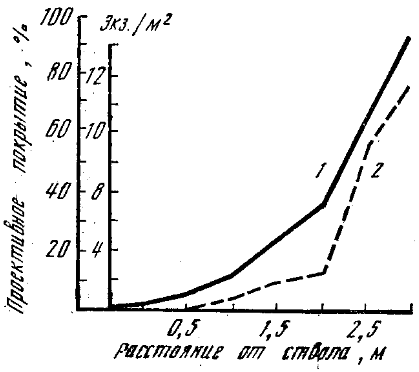
Подобный микроклиматический эффект создает очень непохожий на осоку волосистую представитель травяного покрова — щитовник мужской, приуроченный в основном к окнам в древесном пологе. Под пологом крупных особей папоротника не растут другие травы, почти нет мохового покрова, но сюда проникает большое количество осадков и наблюдается максимальная освещенность. Однако в крупнопапоротниковых участках отмечаются очень резкие суточные и сезонные колебания температуры и влажности приземного слоя воздуха и подстилки. Все вместе названные факторы почти полностью исключают развитие подстилочных сапротрофов.

Но не все представители рода папоротников создают неблагоприятные условия для грибов. Например, щитовник Линнея в противоположность мужскому формирует благодаря своим морфологическим особенностям совершенно иную среду. Плагиотропное (горизонтальное) расположение его надземных органов создает своеобразный экран, который регулирует колебания температуры и влажности приземного слоя воздуха и подстилки, оптимизируя условия обитания для подстилочных сапротрофов. Значительно разнообразит видовой состав представителей названной группы макромицетов наличие видов, приуроченных в своем развитии к отмершим частям папоротника.

На участках с преобладанием в травяном покрове хвоща лесного обычно хорошо развит моховой покров из зеленых лесных видов. Проведенные здесь микроклиматические наблюдения показали, что изменения температуры на поверхности подстилки под пологом хвоща значительно сглажены. Влажность субстрата на 5—15% выше, чем на участках, лишенных хвощового покрова. Двойной экран, создаваемый хвощом и мхами, меняет, во-первых, химизм проникающих к поверхности подстилки осадков, во-вторых, структуру солнечной радиации. В результате их взаимодействия для мицелия и плодовых тел подстилочных сапротрофов создается парниковый эффект со стабильной и повышенной влажностью субстрата и отсутствием резких колебаний теплового режима среды. Удаление только мохового или хвощового экрана уменьшает количество подстилочных грибов в 2 раза, а при одновре-

Рис. 11. Распределение подстилочного сапротрофа Leotia lubrica в зависимости от развития мохового покрова

1 — моховой покров; 2 — Leotia lubrica



менном их удалении число видов сапротрофов падает еще в 2 раза.

Сплошной моховой покров из мезофитных лесных видов — плевроция и гилокомиума — выступает в лесных сообществах в роли основного регулятора гидротермического режима подстилки и верхних слоев почвы. В ясные солнечные дни разница в температуре на высоте 10 см над поверхностью почвы и на глубине 5 см под сплошным покровом из мхов составляет около 6°, в пасмурные дни она снижается до 1,5—2°. В зависимости от сезона и конкретного года исследований различия в температуре подстилки под моховым покровом и участками, лишенными его, могут достигать 15°. Мхи сглаживают и амплитуду колебания влажности субстрата на 10—20%, а иногда и на бóльшую величину в зависимости от влагообеспеченности подстилки. Гидротермические условия, создаваемые сплошным моховым покровом, оказываются в лесных сообществах, особенно в сухих сосняках, оптимальными для развития мицелия и плодоношения подстилочных сапротрофов. Для некоторых видов они являются обязательными, поэтому их плодовые тела наиболее многочисленны в участках с хорошо развитым моховым покровом. Прекрасной иллюстрацией сказанного могут служить данные, представленные на рис. 11, на котором показана зависимость обилия одного из подстилочных сапротрофов от проективного покрытия мхов, в свою очередь обусловленного расстоянием от ствола ели. В развитии подстилочных грибов не все мхи играют одинаково средообразующую и положительную роль. Мелкие лесные виды не образуют сплошного и мощного покрова, а потому существенного значения для под-

Таблица 1. Температура и влажность подстилки на глубине 2 см в лишайниковых и моховых участках сосняка лишайникового

Участок	Температура, °С			Амплитуда температур, °С	Средняя влажность, %
	максимальная	минимальная	средняя		
Лишайниковый	22,0	17,0	20,6	5,0	5,5
Моховой	19,0	17,2	17,9	1,8	19,0

стилочных сапротрофов не имеют. Удаление сплошного мохового покрова увеличивает колебания температуры и влажности подстилки в слое 2–5 см до 25% в зависимости от погодных условий и времени сезона. Весной и осенью колебания эти находятся на нижнем пределе, а в летние месяцы (июнь, июль) резко возрастают. При отсутствии сплошного покрова из мхов иссушение почвы в середине лета достигает 30 см, а при его наличии влажность почвы и подстилки в течение длительного времени сохраняется более или менее постоянной.

Лишайники в силу своих морфологических и биологических особенностей в противоположность мхам способствуют иссушению местообитаний. В летние солнечные дни лишайники быстро теряют влагу, нагреваясь при этом, и создают область повышенной температуры и низкой влажности. Насколько велики могут быть различия в температуре и влажности на участках, покрытых в одном случае моховым покровом, в другом — лишайниковым, показывает табл. 1.

Кроме того, что лишайники создают гидротермические неблагоприятные условия для развития напочвенных грибов, они еще и выделяют лишайниковые кислоты, обладающие антибиотическими свойствами, которые концентрируясь в подстилке препятствуют, а иногда и полностью исключают жизнедеятельность подстилочных сапротрофов, и, по-видимому, других групп грибов. В моховых участках указанного сосняка, находящихся в непосредственной близости с лишайниковыми, количество видов подстилочных сапротрофов в 12 раз больше, чем в лишайниковых.

Таким образом, мы убедились, что травяной покров играет большую роль в жизни подстилочных сапротрофов, он может оказывать на них благоприятное или, наоборот, угнетающее влияние; моховой покров, если он сплошной, выступает всегда в роли стимулятора развития грибов, а лишайниковый, напротив,— в роли ингибитора.

Теперь попробуем выяснить, какое влияние оказывают различные леса на выпадающие осадки, поскольку многие микологи придают им решающее значение в развитии и плодоношении макромицетов. Однако, как ни важен этот фактор, нельзя относить все изменения в количественном и качественном составе грибов только за счет поступающих к поверхности почвы осадков. Он действует, как и все остальные, в совокупности и взаимосвязи с другими факторами и физиологическими особенностями мицелия. Так, например, в Подмосковье в начале июня выпадает около 25% от всего количества осадков, поступающих за вегетационный период (май—октябрь), но количество видов и обилие макромицетов в это время года минимальное, так как лесная почва и подстилка не прогрелись и запаса веществ в мицелии не хватает после зимнего анабиоза для плодообразования. Лабораторные эксперименты также доказывают, что не только от влажности субстрата зависит развитие грибов, так как мицелий может выдерживать очень длительное иссушение. По литературным данным, даже после полугодового высушивания более 70% исследуемых мицелиев оставались жизнеспособными при условии связи их с источником питания. Количество и частота выпадения осадков, безусловно, являются важными для грибов, а для некоторых групп, например сапротрофов на опаде, стимулирующими. Большинство их представителей в жаркое сухое время «увядают», однако сразу же после выпадения дождей приобретают способность к жизнедеятельности и энергетические процессы, происходящие в них самих и в обмене с окружающей средой и субстратом, полностью восстанавливаются. Процессы обмена и дыхания «увядших» плодовых тел названных грибов происходят в 7—13 раз замедленнее, чем у экземпляров, взятых после выпадения осадков. Большинство подстилочных сапротрофов относительно быстро реагируют на выпадение осадков (через 3—7 дней), однако это правило справедливо только для определенных сроков и никакие дожди, даже самые сильные и продолжительные, не могут вызвать появление этих грибов ранее отведенного для них времени. На опытных площадках, где постоянно с мая поддерживалась искусственно повышенная влажность субстрата, не было найдено ни одного вида подстилочных сапротрофов, приуроченных в своем развитии к позднелетнему и осеннему времени. Эти экспери-

Таблица 2. Соотношение биомассы макромицетов и количества осадков для липо-дубняка снытьево-волосистоосокового

Показатель	Годы исследований				
	1965	1966	1967	1968	1969
Количество осадков (май – октябрь), мм	400,7	310,5	301,6	378,2	321,3
Биомасса макромицетов (май – октябрь), кг/га абс. сухого веса	20,5	32,4	11,1	18,7	13,2

менты показывают, что только одна влажность субстрата не может вызвать плодоношение грибов. Необходимо сочетание многих других факторов и физиологического состояния мицелия для успешного развития плодовых тел макромицетов.

Общее количество осадков в Подмосковье за вегетационный период колеблется в пределах от 300 до 400 мм, однако масса плодовых тел макромицетов находится не в прямой зависимости от количества выпадающих осадков, о чем свидетельствует табл. 2.

Помимо сезонных колебаний осадков очень важен для грибов факт их неравномерного распределения в лесу. В результате перераспределения их кронами деревьев в летнее время почва и подстилка увлажняются неодинаково, а зимой создается неравномерный снежный покров. В ельниках, например, отмечается резкое снижение высоты снежного покрова и запасов снеговой воды по сравнению с березняками и осинниками. В смешанном лесу в еловые участки поступает в среднем 30—60% от количества осадков, выпадающих на открытое место (луг, поле), в участки с дубом – 60—85, с березой – 56—100, с липой – 100%. Осадки, проходящие сквозь крону, увлажняют почву под их пологом и приносят значительное количество веществ, захватываемых ими из воздуха и вымываемых из листьев и коры деревьев. При этом происходят значительные изменения в химизме и водно-физических свойствах подстилки и почвы. Концентрация веществ, содержащихся в дождевых водах, проходящих сквозь кроны деревьев, варьирует в зависимости от породы деревьев. Так, под ель поступает наименьшее количество осадков, а сток по ее стволу в 2—10 раз слабее, чем по стволам дуба, березы, липы. Осадки, прошедшие через крону ели, содержат повышенное количество калия, а иногда и сильно подкисляются. Под дубом и осиной осадки, напротив, обладают довольно постоянной слабокислой реакцией (pH 5,6) и повышенным содержанием кальция. В результате перераспределения осадков под пологом леса, которое зависит от геометрической формы крон и размещения деревьев по площади, у стволов и в межкроновых пространствах подстилка и почва оказываются влажнее, чем под кронами. Поступление осадков на единицу площади в приствольном круге в 3—4 раза превосходит поступление осадков под кроны, что связано с собирательным эффектом ствола дерева. По литературным данным, за четыре месяца (июль—октябрь) в приствольном круге березы (0—10 см) выпадает 670 мм осадков, а под кроной (10—120 см) – 180 мм, для осины эти цифры составляют соответственно 620 и 204, дуба – 220 и 210, для ели – 30 и 58 мм. В последнем случае под кроны поступает почти вдвое больше осадков, чем у стволов ели.

Водный режим и влажность подстилки определяются в основном соотношением влаги и испарением с ее поверхности, так как воднокапиллярная связь подстилки с минеральными горизонтами почв выражена чрезвычайно слабо. Мощность и структура подстилки оказывают самое непосредственное влияние на суточную и сезонную динамику влажности различных ее слоев. Динамика связана как с количеством поступающих к поверхности подстилки осадков, так и с относительной влажностью приземного слоя воздуха. Уменьшение мощности подстилки влечет за собой не только меньшую по абсолютной величине влажность, но и, что очень важно для мицелия грибов, большую амплитуду ее колебаний. Это, безусловно, оказывает влияние на видовой состав и обилие макромицетов.

Распределение осадков под пологом леса зависит также от интенсивности и продолжительности дождей, силы и направления ветра, температуры воздуха и субстрата. Так, например, в очень сухое лето 1972 г. при максимально высоких температурах воздуха Подмосковья (до +36°) изредка выпадавшие дожди совсем не доходили до поверхности лесной подстилки, так как относительная влажность воздуха в это время была очень низкой (45—55%), что и вызывало моментальное испарение осадков.

Одинаковое количество осадков в различных участках одного и того же леса может оцениваться для грибов по-разному. Там, где имеется сплошной моховой покров, влажность подстилки при одинаковом количестве поступающих к поверхности почвы осадков сохраняется гораздо дольше, чем в местообитаниях, лишенных его. Различ-

ная по мощности подстилка также неодинаково удерживает осадки. Примесь листьев к еловой подстилке существенно стабилизирует ее влажность. Такой же эффект, как и наличие сплошного мохового покрова, оказывает в отношении влажности подстилки густой подрост из ели. Режим влажности подстилки неразрывно связан с ее тепловым режимом. Сочетание этих факторов во многом определяет развитие, видовой состав и обилие грибов.

В микологической литературе довольно редко встречаются сведения о температурных оптимумах, необходимых для появления плодовых тел грибов в природных условиях. Температурные требования для роста мицелия и плодовых тел одного и того же вида не тождественны. Влияние термического режима на развитие грибов тесно связано с влажностью субстрата. Так мицелий грибов может выдержать в лабораторных условиях температуру до +200° при влажности субстрата не выше 10%. Однако в природе мицелий, как и плодовые тела грибов, содержит, как правило, около 80—90% воды, поэтому пределы выносливости по температуре для развития грибов в естественных условиях, естественно, снижены. Некоторые грибы, образующие ризоморфы, содержат минимум воды в мицелии, что значительно расширяет границы их жизнедеятельности и распространения.

Термический и тепловой режимы местообитаний являются функцией многих факторов, и прежде всего освещенности, структуры радиации солнечной, развития напочвенного покрова и др. В многолетней динамике суммы накопленных за вегетационный период положительных температур в условиях Подмосковья наблюдается четкая двухлетняя цикличность, которая зависит прежде всего от количества тепла, приходящего к поверхности почвы в весенние месяцы — апреле и мае. Июнь, июль и август по сумме накопленных положительных температур в различные годы оставались примерно одинаковыми, вполне достаточными для развития мицелия и плодовых тел грибов. Но, как и в случае с осадками, тепло перераспределяется под пологом леса. На этот процесс влияют множество факторов — густота древостоя, наличие или отсутствие напочвенного покрова, геометрическая структура крон отдельных деревьев, фитоклиматические особенности доминантов травяного, мохового и лишайникового покровов, мощность и состав подстилки. Состояние и направленность термического режима конкретного местообитания зависят от абсолютных значений температур и амплитуды

их колебаний, которые могут достигать значительных величин в пределах одного и того же типа леса. Наиболее важной характеристикой для грибов является величина теплового потока в лесной подстилке, где расположен мицелий большинства видов. Колебания температур на поверхности подстилки выражены гораздо резче, чем внутри различных ее слоев. Температурный оптимум для большинства грибов в условиях Подмосковья лежит в пределах 20—22°. Некоторые виды могут появляться при низких температурах и даже заморозках. К ним относятся большинство рядовок, осенний опенок, зимний гриб, белый, некоторые паутинники.

Освещенность относится, по-видимому, к факторам, играющим второстепенную роль в жизни грибов. Большинство их образуют плодовые тела в условиях сильного затенения. В густых, темных лесах, каковыми обычно являются молодняки, напочвенный покров из трав, мхов, лишайников полностью отсутствует и представлен исключительно грибами. Вероятно, для них вполне достаточно того небольшого количества рассеянного света, который проникает сквозь кроны деревьев. Для грибов в принципе свет не является сколько-нибудь определяющим фактором, так как они автотрофные, бесхлорофильные организмы. Фотосинтезирующие зеленые растения не могут жить и образовывать свои ткани без света, он им жизненно необходим, а грибы, потребляющие созданные растениями органические вещества к свету по природе своей индиферрентны. Они могут развиваться в полной темноте, подвалах домов, шахтах, пещерах — был бы соответствующий органический субстрат, определенные влажность и температура. К грибам, которые образуют плодовые тела совсем без света, относятся всем известные шампиньоны и домовый гриб. Последний является одним из самых распространенных и опасных разрушителей жилых построек и технической древесины. Убытки в результате его деятельности исчисляются ежегодно миллионами рублей. В короткое время, т. е. в течение нескольких месяцев, он может до основания разрушить деревянные части домов, превращая древесину в буроватую порошкообразную массу. Не надо забывать и то, что основная часть гриба — мицелий — всегда погребена в субстрате и живет в полной темноте. Что касается плодовых тел, то структура солнечной радиации влияет только на пигментацию шляпки. В лесу нередко можно видеть белые, подосиновики, подберезовики с плотно прилипшими к шляпкам опавшими ли-

стьями деревьев. Под ними шляпки белые, но это не мешает грибам нормально развиваться, т. е. достигать соответствующих размеров и образовывать споры. Освещенность местообитаний может опосредованно действовать на развитие грибов через температуру и влажность, которые являются для них самыми главными, да еще физиологическое состояние мицелия. Плодовые тела грибов появляются в определенное время сезона. Для лесов средней полосы нашей страны самое большое количество видов съедобных и ядовитых грибов приходится на август — последний месяц лета. С конца июля и в течение августа периодически сменяются слои маслят, белых, подберезовиков, рыжиков, лисичек, сыроежек. Заканчивается этот калейдоскоп грибов опятами осенними. К этому времени обычно пропадает большинство съедобных грибов, которые ранее росли в массе. Это связано с погодными условиями, характерными для этого времени года.

«Бабье лето»

Исчезновение большинства съедобных грибов, которые являются микоризообразователями, неразрывно связанными с деревьями, объясняется физиологическим состоянием последних. К концу лета деревья сбрасывают листву, готовясь к перенесению неблагоприятного зимнего сезона, Для того чтобы накопить достаточное количество запасных веществ, они прибегают к помощи своих партнеров — грибов. Хвойные породы тоже действуют по этому принципу. В конце августа желтеют листья на березах, клене, осине, дубе. Уже ударили первые утренники. Звездное, открытое небо по ночам способствует сильному выхолаживанию почвы, а дни стоят еще жаркие. Резкие перепады температур в дневное и ночное время суток вызывают появление густых вечерних туманов. Грибники знают, что такая погода предшествует слою опят. Он непродолжителен, всего 5—10 дней. Все леса в это время стонут от гула голосов. Прочесывается каждый кусочек леса, мечутся лоси, кабаны, косули. Иногда они уходят с насиженных мест в «резервации» — заповедники и охраняемые территории — единственные места, где можно спастись от армии грибников. Поэтому не надо игнорировать ограждения и предупредительные щиты об охранности территории, даже если опят там больше, чем в прилегающих к

ним лесах. Грибов на всех хватит, никто не уйдет из леса с пустыми корзинами, их в это время года везде много. Но будьте осторожны — иногда «опятный» ажиотаж приводит к непредвиденным несчастьям. Люди пожилого возраста, не рассчитав своих сил, набирают большие корзины грибов, проходят с ними немалые расстояния, забывая о повышенном давлении, болезнях сердца. В результате — инсульты, инфаркты прямо в лесу, в транспорте.

И вот, наконец, прошел слой опят. Леса вытоптаны до неузнаваемости, им дана небольшая передышка, но впереди «бабье лето». Эта необыкновенная пора осени, которая в Северной Америке называется «индейским летом», во Франции — «бабушкиным», а у нас — «бабьим», наступает обычно в середине сентября и продолжается 7—10 дней. После начавшихся осенних дождей как будто возвращается лето. Дни стоят солнечные и ясные, а ночи звездные и холодные. По утрам трава уже серебрится от инея. Воздух необыкновенно прозрачный, хрустальный. Но главное очарование «бабьего лета» в удивительной красоте осенних лесов. На фоне темно-зеленых елей ярко выделяются желтые березы и липы, коричневатые дубы, багряные осины. Часть листьев уже опала и ковром покрыла почву. Эта пора прощания с летом перед долгой зимой. Но к этой красоте прибавляется еще и возможность найти грибы, которые продолжают расти, но их трудно обнаружить под слоем опавшей листвы. В этом-то и заключается так называемая тихая охота! На опушках березняков можно в это время года встретить белые с коричневой бархатной шляпкой и приземистой ножкой. Они довольно далеко «убегают» из-под полога леса (до 5 м), но при этом связи со своими партнерами — деревьями — не теряют. Корневая система деревьев занимает довольно обширные пространства, а грибы в этом случае выступают в качестве маркеров, указывающих, где проходит ее граница. В елово-березовых лесах грибы в это время года часто прячутся под лапами елей. Здесь для них специфическая экологическая ниша — теплее, чем на лесных полянах и опушках, открытых ночным заморозкам. Но «бабье лето» короткое, оно быстро проходит и венчает собой прощание с летом, грибами. После него наступает пора осенних затяжных дождей и грибов в лесу уже не встретишь.

Химия грибов

Основной источник питания грибов — углеводы и азотистые вещества. Растворимые углеводы, моно- и дисахариды часть грибов (симбиотрофы) получают от растений в процессе симбиотических взаимоотношений. Сапротрофы используют полисахариды — крахмал — и в особенности растительную клетчатку благодаря наличию фермента целлюлазы, с помощью которой клетчатка распадается до глюкозы или других веществ, легко усвояемых грибным мицелием. В отношении азотного питания многие грибы в отличие от растений менее требовательны, потребляя в качестве источника как нитратный, так и нитритный азот или даже в отдельных случаях атмосферный азот. Как правило, усвоенный азот остается в мицелии и в форме хитина закрепляется в составе оболочки грибных гиф. В связи с этим грибы являются биологическим аккумулятором азотсодержащих веществ, накапливая в своих плодовых телах в 2—3 раза больше азота, чем его содержится в среде. Для лесов умеренного климата в плодовых телах грибов содержится 80—100 кг/га азота, который при их отмирании возвращается в почву и потребляется растениями. Это очень большая цифра, учитывая особо важную роль, которую азот имеет для автотрофов.

Около 90% веса плодовых тел грибов и мицелия составляет вода. Из остальных 10% в среднем 20—40% приходится на белок, 18—20 — на липиды (сырой жир), 17—30 — на маннит, 20—27 — гемицеллюлозу, от 2 до 36 — на лигнин и примерно 3% — на хитин. Грибные белки содержат большое количество аминокислот, в том числе и незаменимых. Наиболее полный набор аминокислот (до 22) обнаружен в белом грибе. В грибах отмечено повышенное содержание глутаминовой и аспарагиновой аминокислот, аргинина и лизина, что характерно для животных белков. Содержание белков и аминокислот в грибах сильно варьирует в зависимости от вида, местообитания, возраста плодового тела и способа заготовки съедобных грибов. Так, например, в сушеных белых, маслятах, опенке осеннем белков больше, чем в маринованных. Общее содержание белка в осеннем опенке в 2 с лишним раза меньше, чем в белом. В шляпках грибов всегда больше белков, чем в ножках. Различается их количество в плодовых телах одного и того же вида, но разного возраста. В молодых грибах белков больше, чем в старых.

Очень противоречивы сведения об усвояемости грибных белков. Наличие большого количества клетчатки и присутствие хитина в грибах существенно ограничивают их усвояемость, которую по последним данным можно приравнять к усвояемости растительных белков, но которая сильно уступает усвояемости животных белков.

В процессе обмена веществ в грибах синтезируются широко распространенные летучие пахучие вещества, составляющие основу их своеобразного аромата. Запах мякоти плодовых тел часто является таксономическим признаком и определяется соответствующими соединениями. Аромат грушевой эссенции вызван присутствием уксусноэтилового эфира, апельсинов — неролома и иононома, яблок — эфиров уксусной и других кислот, аниса — анитола. Запах у чесночника определяется наличием S-аллил-L-цистеин — сульфоксилом, а у млечника камфорного — наличием камфоры. В результате реакций неполного окисления в грибах образуются органические кислоты — лимонная, щавелевоуксусная, фумаровая, яблочная, муравьиная.

Грибы, помимо органических, содержат большое количество минеральных элементов. В составе грибной золы доминируют калий, содержание которого в различных видах колеблется от 33 до 65%, и фосфор — от 6 до 28%. Калий участвует в углеводном обмене, а фосфор в виде соединений фосфорной кислоты — в биосинтетических и обменных процессах. Кальций и марганец составляют 1 и 0,5% от веса золы соответственно. Они оказывают синэргическое действие на процессы роста и накопления массы грибов. Магний встречается также в небольших количествах (от 0,1 до 2,5% к весу золы) и участвует в процессах окисления, являясь активатором ферментов. Из микроэлементов в грибах найдены марганец, литий, цинк, цезий, ванадий, рубидий, медь и железо. Большинство микроэлементов входит в состав ферментов. Содержание марганца в плодовых телах грибов колеблется от 4 до 129 мг/кг сухого веса, но для большинства наших съедобных грибов оно составляет в среднем 30—40 мг/кг сухого веса. Наименьшее его количество обнаружено в плодовых телах трубчатых грибов, наибольшее — в пластинчатых, например в сыроежках (до 90 мг/кг). Цинка больше всего в мухоморах (до 210 мг/кг сухого веса), меньше в лисичках — 140, еще меньше в сыроежках — до 100 мг/кг. Количество меди в грибах сильно варьирует в зависимости от вида, например в подберезовике ее 21,6 мк/кг сухого веса, в шампиньоне — 66,6, в зонтике — 168,2 мг/кг. Максималь-

ное содержание цинка и меди отмечено в шляпках, где наиболее интенсивно протекают обменные процессы, в ножках их количество почти вдвое меньше. Количество лития в грибах невелико и колеблется в пределах от 0,09 до 1,8 мг/кг сухого веса, а рубидия, наоборот, очень много; например, в паутинниках — 1500 мг/кг и более. Содержание других элементов в грибах (в мг/кг сухого веса) таково: фтор — от 0,2 до 1,0; ванадий — от 0,6 до 2,4; молибден и серебро — от 0,1 до 0,7; кобальт — от 0,13 до 1,0; мышьяк — от 0 до 2,4. Количественное содержание микроэлементов в грибах более или менее зависит от присутствия их в субстрате.

Грибы обладают избирательной способностью к накоплению элементов, в частности опасных для здоровья людей. Уровень их содержания служит показателем загрязнения окружающей среды, причем в этом плане индикационные способности грибов ни в коей мере не уступают лишайникам. Особую опасность представляет тенденция съедобных грибов к накоплению тяжелых металлов в районах промышленных выбросов, крупных городов, железнодорожных и шоссейных магистралей. Эта способность у них выражена гораздо резче, чем у высших растений и других организмов. Вот почему нельзя собирать грибы в местах, загрязненных отходами производства. Это касается абсолютно всех грибов, а не только печально знаменитой в последнее время свинушки. Вот, например, данные о шампиньоне обыкновенном, собранном в аллеях и парках Москвы и местообитаниях Подмосковья, не подверженных антропогенному загрязнению. Содержание меди у грибов в первом случае по отношению ко второму превышало 13 раз, свинца — 2, кадмия — 7, никеля — 2, хрома — 2,5 раза. Биологическим накоплением кадмия отличается подберезовик и зонтик, а меди — свинушка, черный груздь и дождевик-головач. В грибах ртути может быть в 30—550 раз больше, чем в почве под ними. В сыроежках тяжелых металлов накапливается меньше, чем в шампиньонах, подберезовиках, говорушках. Особой способностью к накоплению кобальта и цинка отличается летний опенок. По мере удаления от центра загрязнения накопление в грибах таких элементов, как ртуть, свинец и кадмий, падает. Максимальное содержание ртути установлено для представителей рода «шампиньон», много ее и в белом грибе. Само по себе высокое содержание токсичных элементов в грибах, собранных в местах загрязнения, опасно для здоровья человека, но беда еще и в том, что

накопление их вызывает ряд необратимых перестроек в биохимическом аппарате грибов. Это явление пока что мало изучено, но наверняка представляет угрозу именно поэтому.

Высокое содержание тяжелых металлов в плодовых телах съедобных грибов вызывает такое же отравление, как и ядовитые грибы.

Группу безусловно ядовитых грибов составляют около 20 видов. Характер отравления определяется количеством съеденных грибов и состоянием здоровья человека. Отравления со смертельным исходом вызывают: бледная поганка, мухоморы — пантерный, вонючий, красный, весенний, зонтик гребенчатый, паутинник оранжево-красный, шампиньон желтокожий, волоконница Патуйяра, серно-желтый и кирпично-красный опенок, беловатая и восковатая говорушки, серая энтолома, тигровая, белая и серо-желтая рядовка, ложнодождевик, строчок. Некоторые грибы могут вызывать отравления при неправильной их обработке, например при кратковременном кипячении (строчки, черные грузди и другие млечники с едким соком). А вот навозники белый и серый ядовиты только при употреблении их со спиртными напитками, так как содержат токсин, не растворимый в воде и легко растворимый в спирте. Рядовка тигровая, ложнодождевик, шампиньоны желтокожий и пестрый, энтолома выемчатая, как и неправильная обработка названных выше грибов, вызывают кишечно-желудочные отравления, сопровождающиеся рвотой и обезвоживанием организма. Признаки отравления проявляются через 1 ч (не позже) после употребления грибов в пищу и не приводят обычно к смертельному исходу.

Мускарин и производные иботеновой кислоты — трихоломовая кислота, мусцимол и мусказон, присутствующие в мухоморе красном, волоконнице Патуйяра и мухоморе пантерном, вызывают нарушения центральной нервной системы, выражающееся в галлюцинациях, приступах смеха или плача, снижении кровяного давления, потери сознания. В большинстве случаев такие отравления приводят к смерти, особенно детей и взрослых с ослабленным состоянием здоровья. Галлюциногенными свойствами, не приводящими к смертельному исходу, обладают псилоцибин, биоцистин и норбеоцестин, выделенные из грибов рода «псилоцибе» и некоторых строфарий. Один миллиграмм псилоцибина вызывает у человека состояние опьянения, а доза свыше 60 мг — галлюцинации и чувство невесомости.

Группа аманитинов, фаллатоксинов, вирозин — самые опасные грибные яды, вызывающие некроз печени и почек и растворение эритроцитов крови. Они присутствуют в смертельно ядовитых грибах: бледной поганке, паутиннике оранжево-красном, мухоморе белом и вонючем. Даже очень небольшое их количество вызывает тяжелейшие отравления. Особую опасность они представляют потому, что признаки отравления наступают не ранее 1—2 дней, когда токсины уже произвели необратимые процессы во внутренних органах: жировое перерождение печени, разрушение почек и селезенки, застой крови.

В народе распространено поверие, что если снять кожицу со шляпки мухомора, то их можно употреблять в пищу без особого вреда. Это не так, все части ядовитых мухоморов одинаково опасны. Еще существует мнение, что ядовитые грибы не поражаются насекомыми. Это тоже неверно — бледная поганка и другие виды мухоморов так же «червивеют», как и съедобные грибы. Для личинок грибных комаров и мух токсины этих грибов не приносят вреда. Ядовитые грибы не обладают каким-либо специфическим запахом, у всех обыкновенный приятный грибной аромат, кроме, пожалуй, мухомора вонючего. Поэтому единственный способ избежать отравления грибами — знать их «в лицо» и никогда не собирать незнакомых для вас грибов. Лучше оставить сомнительный гриб в лесу и не рисковать своим здоровьем, тем более что некоторые ядовитые грибы очень похожи на съедобные. История донесла до нас случаи отравления грибами. Жена и дети древнегреческого трагика Еврипида умерли от отравления грибами. Такая же участь постигла Аппия Северина — начальника телохранителей императора Нерона, папу Климента VII и французского короля Карла VI, римского императора Клавдия. Зарегистрированы и в наше время случаи единичного и массового отравления грибами.

Грибы в народном хозяйстве

При современном белковом дефиците в мире вклад грибов как источника пищевого белка может быть значительно увеличен. Интенсификация производства грибных белков в совокупности с животными и растительными поможет успешному разрешению насущной и первоочередной в настоящее время задачи обеспечения населения продук-

тами питания. В нашей стране леса занимают территорию около 955 млн. га. Если принять величину грибоносной площади даже в минимальном размере, равном 10%, а среднюю урожайность — 10—15 кг/га (абс. сухой вес), то нетрудно подсчитать, что запасы дикорастущих съедобных грибов составляют в СССР 1—1,5 млн. т. и содержат 0,5—0,7 т ценного пищевого белка. При периодически повторяющихся высоких урожаях грибов продукция белка только в плодовитых телах может достигать 50 кг/га и выше, а с учетом мицелия 5000 кг/га.

Грибной белок, по литературным данным, может быть с успехом использован в качестве примеси к мясным и овощным блюдам. Обладая большим набором аминокислот, он является рентабельным и в сельском хозяйстве, так как увеличивает привес бройлерных цыплят на 20% и более и повышает яйценоскость кур на 16%. Область использования грибов в обеспечении животноводства кормами и в повышении плодородия сельскохозяйственных угодий имеет перспективу и, вероятно, в будущем значительно расширится. Некоторые виды вешенок и зимний опенок уже сейчас с успехом применяются при разложении соломы для дальнейшего ее использования на корм и удобрения. Один из видов навозников употребляется при компостировании опилок, в процессе которого образуются эффективные удобрения, используемые для повышения урожайности зерновых культур. Экстракты из плодовых тел шляпочных грибов значительно повышают урожайность томатов (опрыскивание) за счет увеличения процента завязывания плодов и роста их размеров.

Применяются макромицеты и в деревообрабатывающей промышленности, в частности для получения так называемой микодревесины. Для этого используются ферменты букового опенка. Древесина, разрушенная в течение 3—4 мес этими биологически активными веществами, приобретает способность легко пропитываться различными растворами, без нарушения структуры становится в несколько раз легче. Она идет на изготовление карандашей, линеек, а кроме того, для шлифовки металлических изделий и как тепло- и звукоизоляционный материал. Непропитанная микодревесина идет на изготовление форм для выдувки стекла. Срок службы таких форм в 15 раз превышает срок службы форм из груши, обычно применяемых в стеклодувной промышленности.

Особенно широко используются макромицеты в народной медицине, гомеопатии и фармакологической промыш-

ленности. Издавна в народе применяли плодовые тела дождевиков и рогатиков (грибная лапша) в качестве кровоостанавливающего средства и перевязочных материалов. Из некоторых видов дождевиков выделен препарат кальвацин противобактерицидного и противоопухолевого начала. Противотуберкулезными свойствами обладают препараты из рыжика и перечного груздя, а также трутовых грибов рода «траметес». Сильными антибиотическими свойствами обладает агаридоксин, полученный из плодовых тел шампиньона обыкновенного. Мочегонными особенностями характеризуется сыроежка пищевая, а белый гриб используется как тонизирующее средство и применяется против грудной жабы. Рядовка обособленная вызывает потогенное действие. Такие широко распространенные в лесах трутовики, как корневая губка, настоящий трутовик, ложный трутовик, скошенный трутовик (чага), лиственничный трутовик, применяются для лечения предраковых заболеваний, рака груди, язвенной болезни и в качестве слабительных средств. Вытяжки и таблетки из красного мухомора употребляют при головных болях, склерозе, сердечных спазмах, а вытяжки из шампиньона обыкновенного рекомендуются при диабете и укусах змей. Порошок из лакированного трутовика снимает воспаление десен. Особую популярность завоевали препараты из чаги, которые представляют собой водную вытяжку из скошенного трутовика, сгущенную до содержания в ней 30% сухих веществ. Выраженная физиологическая активность препаратов определяется наличием большого количества гуминоподобной чаговой кислоты. Лекарства из чаги с успехом применялись при лечении рака в последней стадии и таких предраковых состояний, как хронический гастрит и язва желудка. Полипореновая кислота, выделенная из другого вида трутовика – березовой губки, обладает противовоспалительными и противоопухолевыми свойствами. Полипоравая кислота и ее производные найдены в ежовиковых грибах, в красном мухоморе и толстой свинушке. Они также обладают противоопухолевой активностью.

Псилоцибин и псилоцин, выделенные из галлюциногенных грибов, применяются при лечении душевных заболеваний человека. Они вызывают на какое-то время восстановление памяти, что очень важно для лечения людей с психическими расстройствами. Неправильное и неумеренное использование галлюциногенных веществ (LSD-25, псилоцибин, мецкалин), обладающих психотропными свойствами, приводит к большому количеству тяжелейших психических заболеваний.

Сильным антикоагулирующим свойством обладают вытяжки из плодовых тел широко распространенной в сосновых лесах рядовки – зеленушки и плютея оленьего, растущего в различных лесах на отмершей древесине хвойных и лиственных пород. Они расщепляют фибриноген и тромбин крови и могут с успехом применяться при лечении тромбозов.

Есть сведения о применении водной вытяжки из красного мухомора при лечении острых и хронических форм ревматизма и артрита.

Все изложенное отнюдь не означает, что Вы сами можете изготовить из грибов лекарства. Во-первых, здесь очень важна дозировка препаратов, а во-вторых, многие любители грибов не смогут отличить названные виды от близких к ним по внешнему виду и совсем не обладающих лечебными свойствами. Намного спокойнее пользоваться рекомендациями лечащего врача и готовыми фармацевтическими формами препаратов.

Охрана и воспроизводство грибных ресурсов

В последнее время происходит особенно интенсивное использование живого покрова Земли человеком. Оно носит экстенсивный характер и сопровождается глубокими антропогенными разрушениями природных сообществ, деградацией генофонда биосферы, потери воспроизводства биологических ресурсов. Особое место в этом смысле принадлежит лесной растительности, во многом определяющей глобальные процессы в биосфере. Леса, взаимодействуя с атмосферой, почвой и водой, поддерживают их качественные и количественные характеристики на оптимальном уровне. Экспериментальные исследования выявили масштаб многих полезных форм влияния леса на окружающую среду. Среди них особую роль в экологической оптимизации отдельных регионов и биосферы в целом играют гидрологические, почвенно-защитные, санитарно-гигиенические и климатические функции леса. Однако площади лесов за последние десятилетия резко сократились не только в результате их интенсивной вырубки, но и за счет распада и отчасти гибели, вызванной рекреационными нагруз-

ками, превышающими допустимые нормы, особенно в центральных промышленных районах. В связи с загрязнением воздуха, почв, воды отходами производства ослабляются процессы самовозобновления лесов. Один из путей лесовосстановления в антропогенно нарушенных районах заключается в их искусственной микоризации. Этот прием пока что не носит универсального характера, но в недалеком будущем, вероятно, приобретет широкое распространение. Поэтому уже сейчас необходимо разрабатывать методику микоризации древесных растений в естественных условиях, проводить изучение ситуаций, в которых она применима, исследовать влияние этих мероприятий на жизненные процессы, происходящие в отдельных деревьях и массивах лесов в целом. При интродукции деревьев в безлесные районы, в местообитания с низкой обеспеченностью питательными элементами или их недоступностью, при рекультивации земель на горно-промышленных выбросах микоризация растений совершенно необходима. В таких условиях безмикоризные сеянцы деревьев либо погибали, либо приживались на 10—20%. У микоризных по сравнению с немикоризными сеянцами резко возрастает прирост листьев и хвои (в 1,5—3 раза), увеличивается масса корней, значительно улучшается приживаемость и жизненное состояние.

Гифы грибов выносят высокое осмотическое давление и засоленность, в связи с чем их симбионты могут значительно расширить границы своего распространения за счет районов, характеризующихся недостатком почвенно-грунтовой и атмосферной влаги и физиологической сухостью почв. Эти регионы особо нуждаются в лесах, выполняющих здесь полезащитную, противоэррозионную и санитарно-гигиеническую функции.

Механизм действия микоризообразующих грибов состоит в распределении гиф на транслокаторы, по которым активно передвигаются питательные вещества, и нетранслоцирующие, где питательные вещества, в частности фосфорные соединения, откладываются (запасаются) до определенного момента и впоследствии передаются дереву. С другой стороны, содержание ростовых веществ в корнях микотрофных растений — результат подавления рядом грибов симбиотрофов синтеза ферментов, разлагающих эти вещества.

Искусственная микоризация растений должна проводиться не только в районах облесения, но и в ряде других случаев. К ним относятся следующие: 1) если древостой не дает максимума фитомассы без симбиотрофных грибов; 2) после применения в лесах фунгицидов, отрицательно действующих либо полностью исключающих развитие грибов; 3) в местообитаниях, испытавших на себе результат стихийных вмешательств; 4) в районах промышленного производства с сильной степенью загрязнения среды; 5) в лесопарковых зонах крупных промышленных городов, испытывающих интенсивное рекреационное воздействие. В последнем случае мероприятия по искусственной микоризации древесных пород рассчитаны, с одной стороны, на оптимизацию условий среды для растений, с другой — на повышение урожайности ценных съедобных грибов, в частности белого гриба, подосиновика, подберезовика.

При искусственной микоризации следует учитывать и экологические требования симбиотрофных грибов, такие, как кислотность среды (оптимум pH 4—6), аэрация (обеспеченность кислородом), насыщенность почв питательными элементами, количество и качество внесенных удобрений. Удобрения, как правило, подавляют развитие микоризы. Внесение азота в форме гранулированной мочевины, фосфора (гранулированный суперфосфат) и хлористого калия в березняки в первый год эксперимента резко увеличивает фитомассу напочвенного травяного покрова, что отражается на урожайности микоризообразующих грибов, в частности полностью исключает плодоношение ценных съедобных грибов и стимулировало развитие нитрофилов (в основном свинушки), масса которых возросла по сравнению с контролем на 70—73%. Последующее внесение азотно-фосфорно-калийных удобрений значительно снижало урожайность съедобных грибов. Внесение в еловые насаждения доломита и негашеной извести в несколько раз уменьшало продукцию сухого вещества грибов из группы микоризообразователей, одновременно увеличивая урожайность напочвенных сапротрофов в 6 раз. Применение компоста и азотно-фосфорно-калийных удобрений в питомниках при пересадке сеянцев сосны в малоплодородные почвы отрицательно действовало на развитие микоризы, в связи с чем бо́льшая часть пересаженных растений погибала.

Гербициды (2, 4-Д, 2, 4, 5-Т, МСРА, паракват, амитрол) и инсектицид малатион в малых концентрациях в противоположность минеральным и органическим удобрениям стимулируют накопление массы масленка позднего и моховика желто-бурого, что связано, вероятнее всего, с

уменьшением развития травяного покрова, отрицательно действующего на плодоношение симбиотрофных макромицетов.

Искусственная микоризация деревьев применяется не только для лесовосстановления и создания полезащитных лесных полос, но и для разведения особо ценных съедобных грибов. Соблазнительно иметь свои плантации излюбленных грибов. Но Россия всегда считалась «грибной» страной, и при огромных запасах самых различных съедобных грибов в лесах не было смысла их разводить специально. Однако находились и у нас энтузиасты этого дела. Первые опыты искусственного разведения лесных грибов принадлежат любителю грибов доктору Никитину. В 70-х годах прошлого века он у себя в имении создал посадки 5—6-летних елей и берез, пересадив их из близлежащих лесов. Когда саженцы окончательно прижились, а почва покрылась хвоей и приобрела вид лесной, он посадил туда рыжики. Посадочный материал он взял из мест естественного произрастания рыжиков, включая и плодовые тела, и почву с мицелием из-под них. Перемешанную массу он закладывал небольшими порциями под слой опавшей хвои вблизи от стволов ели. Через 2 нед после посадки в почве появились тонкие фиолетовые нити мицелия. Через год в большом количестве появились плодовые тела рыжиков, но исключительно на северной стороне еловых посадок. Одновременно были посажены рыжики под липами и орешником, находящимися в имении. Здесь рыжики не появились ни на следующий год после посадки, ни в последующие. Подобные эксперименты Никитин проводил с подберезовиками и подосиновиками. Они оказались такими же успешными, как и в случае с рыжиками. Другой способ разведения белого гриба описал профессор Кайгородов. Он заключается в том, что трубчатый слой белых размешивается тщательно в воде, при этом из трубочек в большом количестве вымываются споры гриба. Полученной суспензией поливается определенный участок почвы под деревьями и прикрывается слоем листьев или тонким слоем лесной земли. Этот способ дает тоже положительные результаты.

В популярной литературе и на страницах газет довольно часто рекламируются посадки съедобных грибов, в частности белого, подберезовика, рыжика, прямо на огородных грядках. Этого в принципе быть не может, поскольку они все относятся к микоризообразователям и без симбиотических отношений с соответствующими древесными породами не могут образовывать плодовых тел. На этом основана и

невозможность их культивирования в искусственных условиях теплиц и парников. Без присутствия своего партнера-симбионта микоризные съедобные грибы не разводятся.

Мы проводили эксперименты по искусственной микоризации древесных пород в естественных условиях в 1978—1982 гг. В качестве объектов были выбраны массивы березняков и ельников 80—100-летнего возраста, испытывающие интенсивные антропогенные нагрузки в Калининской и Московской областях. Целью работ была отработка методики способов посадки грибов, времени и глубины закладки материала, возможности увеличения урожайности ценных съедобных грибов. Посадки проводились ежемесячно (с июля по сентябрь) тремя способами: кусочками гименофора (6—10 см^2), водной суспензией спор (через 10—12 ч после погружения трубчатого слоя в дистиллированную воду в соотношении 1:10) и мицелием с субстратом, взятым непосредственно из мест произрастания грибов под плодовым телом. В качестве посадочного материала взяты белый гриб, подосиновик и подберезовик. Белый и подберезовик отобраны из различных генераций — осеннего и весеннего слоев.

Порции гименофора со спорами предварительно перед посадкой просушивались на воздухе в затененном месте в течение 8—10 ч. Посадки отмечались на месте ориентирами и проводились по зигзагообразной линии от основания ствола к периферии кроны, в точках на расстоянии 0,3—0,5 м друг от друга, на опушках и внутри массивов. В последнем случае одновременно на участки вносили азотно-фосфорно-калийные удобрения, оставляя для контроля неудобренные площадки. Посадки кусочков гименофора и пронизанной мицелием почвы проводили на глубину 3—5 см, осторожно приподнимая верхний слой подстилки с целью минимального нарушения корнеобитаемой зоны деревьев, а затем неплотно утрамбовывали.

В результате проведенных экспериментов выяснилось, что грибы весеннего слоя внутри лесного массива не плодоносили ни на контроле, ни на участках с внесенными удобрениями. Внесение удобрений на второй год полностью исключало плодоношение присутствующих ранее в этих местообитаниях моховиков, польских грибов и четырех видов сыроежек. Зато здесь в большом количестве появились плодовые тела свинушки тонкой, количество экземпляров которой в 10 раз превышало численность гриба до внесения удобрений.

Различные способы посадки всех видов экспериментальных грибов осеннего слоя внутри массивов также не дали положительного результата, т. е. мицелий посаженных грибов присутствовал в субстрате, но плодовые тела не образовывались.

При тех же способах посадки на опушках лесов, в парках и лесопарковых зонах на второй год у ориентиров появились отдельные экземпляры посаженных грибов. Различий в количестве плодовых тел симбиотрофов между способами микоризации не обнаружено. Таким образом, из предложенных трех способов посадки съедобных микоризных грибов можно с равным успехом пользоваться любым, удобным для исследователя этой интересной микологической проблемы.

Раскопки мест посадки на второй и третий годы эксперимента показали значительное увеличение массы микоризных корней и мицелия по сравнению с контролем. Последующие годы опытов доказали, что урожайность симбиотрофов в местах посадок не отличалась от естественных «грибных» местообитаний и зависела от конкретных погодных условий. При искусственных посадках съедобных грибов в естественных условиях лесов Подмосковья необходимо учитывать, что грибы весеннего слоя не воспроизводятся. Экологические формы микоризообразователей, связанных в своей жизнедеятельности с определенной древесной породой, не образуют плодовых тел с другой породой, т. е. грибы из-под ели, например белые, не растут под березой независимо от их моно- или полихозяйственности. При посадках нужно с возможной максимальной точностью воспроизводить ту экологическую ситуацию, в которой произрастал гриб, учитывая и расстояние от ствола дерева, и наличие (видовой состав, проективное покрытие) напочвенного травяного, мохового, лишайникового покровов, и характер подстилки, и гидротермический режим местообитания.

Таким образом, эксперименты по искусственной микоризации древесных пород в природных условиях дают устойчивые положительные результаты и могут быть использованы в лесохозяйственной практике и воспроизводстве видов съедобных грибов в антропогенно нарушенных лесных массивах.

В настоящее время из всех видов антропогенных воздействий на растительность на первый план выступают изменения, связанные с рекреационной деятельностью человека. Практически все леса, расположенные вокруг

крупных городов, находятся в различных стадиях разрушения.

Рекреационные воздействия вызывают глубокие изменения исходного состояния лесных сообществ. Они приводят к резким различиям состава и обилия травяного и мохового покровов, а иногда и к полному уничтожению некоторых видов, прореживанию подлеска, уменьшению мощности, частичному или полному уничтожению лесной подстилки, а также к уплотнению верхнего горизонта почвы и изменению ее физических и химических свойств. Таким образом, основная тяжесть рекреационных нагрузок, в частности вытаптывание, приходится на нижние ярусы лесных сообществ и верхний, корнеобитаемый, слой почвы, что, в свою очередь, приводит к нарушениям аэрации и обнажению корневой системы деревьев. В таких тяжелейших для лесов условиях деревья не могут обходиться без симбиотических взаимоотношений с макромицетами, которые тоже по-разному реагируют на рекреационные воздействия. Так, например, при сравнении одновозрастных березняков Подмосковья, подверженных в одном случае сильнейшим антропогенным нагрузкам, в другом — абсолютно лишенных рекреационного воздействия, оказалось, что видовой состав и численность симбиотрофов в них резко различаются. В первых в результате интенсивного вытаптывания полностью исчезли представители микоризообразователей с трубчатым гименофором и грузди, связанные в своем развитии с березой. Но здесь в большом количестве появились сыроежки (17 видов), в то время как в ненарушенном березняке их оказалось всего четыре вида. Можно сделать вывод, что увеличение разнообразия грибов рода сыроежек служит верным признаком рекреационного воздействия на березняки. В них целесообразно проводить искусственные посадки ценных съедобных грибов, уменьшающих антропогенный стресс на деревья.

Микоризообразующие съедобные грибы нельзя круглогодично выращивать, так как в помещениях нужно было бы сажать и деревья, без которых они не образуют плодовые тела, и создавать всю лесную обстановку. Иное дело сапротрофы, для которых необходим только субстрат — древесина или гумус. Сейчас в мире культивируется большое количество дереворазрушающих сапротрофов, дающих крупные и вкусные плодовые тела. К ним относятся вешенки — обыкновенная и флоридская, кольцевик, сиитаке, зимний гриб, иудино ухо, опенок летний. Их выращивают как в открытом грунте, так и в специаль-

ных помещениях и заброшенных шахтах, используя самый различный субстрат — отходы древесины, опилки, малоценные отходы сельскохозяйственной продукции, солому и даже городской мусор. Грибная индустрия особенно развита в странах Юго-Восточной Азии (Япония, Китай, Южная Корея) и в государствах Западной Европы (Франция, Голландия, Чехословакия, Венгрия). Здесь постоянно отрабатываются новые технологии культивирования грибов, ведутся селекция грибов и поиски новых субстратов и сред для выращивания съедобных грибов. В результате рентабельность производства ценного и оригинального продукта питания постоянно повышается.

У нас в стране практически культивируется только шампиньон двуспоровый. В дореволюционной России выращивание шампиньонов было особенно развито в Петербурге и отчасти в Москве, теперь специальные шампиньоновые хозяйства построены в окрестностях Москвы, Ленинграда, Киева, Одессы, Кишинева, а также в Прибалтике. В шампиньонницах с одного метра полезной площади за год собирают до 400 кг грибов. Поскольку при культивировании шампиньонов большая доля приходится на ручной труд, стоимость грибов оказывается высокой.

Культивируют грибы и в открытом грунте, а также в естественных местообитаниях. Так, выращивают в основном дереворазрушающие сапротрофы — опята, вешанки. Для опят хороший результат дает следующий способ посадки. В неглубокие ямы и траншеи (до 15 см) укладывают кружки или обрезки начинающей гнить древесины, сверху насыпается слой лиственной земли с примесью древесного перегноя. Поверх этого слоя укладывается грибница и плодовые тела грибов, а сверху все снова засыпается нетолстым слоем лиственной земли. Как и в случае со съедобными микоризными грибами, здесь необходимо следовать принципу приуроченности к определенному виду растений. На остатки березовой древесины закладываются грибницы и плодовые тела грибов, собранных в лесу с этого субстрата, а не с ели, например. Лучший эффект дает закладка древесины с ризоморфами (темными шнурами) опят. Таким способом грибники-любители могут устраивать на своих дачных участках грибные сады.

Для воспроизводства грибных ресурсов применяется и метод заражения пней на вырубках мицелием дереворазрушающих грибов, например летнего опенка. Посадки мицелия под кору в этом случае вызывают плодоношение опенка уже на следующий год. У нас в стране не распространено выращивание грибов в естественных условиях, так как запасы дикорастущих съедобных грибов в лесах огромны и реализуется (заготавливается) не более 10% от их массы. Причиной этого является отсутствие сети грибозаготовочных пунктов даже в лесах европейской части СССР, не говоря об огромных просторах лесов Сибири.

Плохо у нас поставлено и дело охраны редких видов, не разработана теория и принципы классификации охраняемых грибов, критерии определения их статуса. В настоящее время в Красную книгу СССР редких и находящихся под угрозой исчезновения занесены 20 видов грибов из различных систематических и экологических групп. Основной преградой для установления статуса грибов является чрезвычайно плохая их изученность в отношении видового состава на огромной территории СССР. Немногочисленные специалисты — микологи — практически не могут охватить все бесчисленное многообразие условий местообитания грибов в различных природных зонах нашей страны. Их жесткая зависимость от погодных условий, определяющая спорадичность плодовых тел, а также кратковременное их существование (от 1 до 10 дней), требуют для выявления видового состава грибов постановки длительных стационарных условий. Для составления полного списка грибов отдельных регионов необходимы не менее чем 10-летние исследования. Только тогда можно установить многолетнюю цикличность, характерную для многих видов грибов, и выяснить их биологические и экологические особенности. Эфемерность плодовых тел грибов в отличие от животных и растений не позволяет вплотную заняться их популяционной структурой и многими другими биологическими проблемами, легко решаемыми на уровне других, постоянно присутствующих и видимых в природных сообществах групп организмов.

Интенсивное хозяйственное использование природы и негативное антропогенное воздействие на естественные сообщества, резко различные в отдельных регионах, привели к созданию республиканских и региональных списков редких и исчезающих видов. Грибы вошли в красные книги Белорусской, Латвийской, Литовской, Казахской, Таджикской, Туркменской ССР.

Практически осуществлять меры охраны редких видов грибов можно только на территории уже существующих государственных и биосферных заповедников и на охраняемых территориях. В ведущихся в них летописях природы, к сожалению, почти всегда отсутствуют сведения о грибах,

в результате чего микологи лишены уникального источника информации. Необходимо срочно восполнить этот пробел, особенно по отношению краснокнижных видов, произрастающих на территории соответствующих заповедных территорий. При регистрации местонахождения редких и исчезающих видов грибов следует как можно точнее указать географическое положение точки, привязав ее непосредственно на месте к ближайшему населенному пункту, отметить местонахождение гриба, учитывая состав и возраст древостоя, наличие подлеска, травяного, мохового и лишайникового покровов, а также условия увлажнения и характер почв. Очень важно отметить сопутствующие редкому виду грибы, образующие плодовые тела перед, одновременно и после его появления. Для характеристики биологии вида необходимо охарактеризовать его частоту встречаемости, начало и конец плодоношения, обилие и характер распределения на площади плодовых тел. Для микоризообразователей указать древесную породу, к которой он приурочен, и расстояние от ствола дерева; для сапротрофов — мощность, сложение и состав подстилки и гумуса; для дереворазрушающих грибов — вид субстрата (хвойные, лиственные), степень разложения субстрата, цвет разложившейся древесины. В связи с морфологической изменчивостью, в особенности цвета, следует подробно описать плодовое тело, а еще лучше зарисовать. Желательно указать причины, по которым гриб может исчезнуть или резко сократить свою численность (хозяйственное освоение территории, антропогенное воздействие, лесохозяйственные мероприятия, неумеренный сбор плодовых тел, необычные, резко отличные от среднемноголетних, погодные условия).

Все виды грибов, внесенные в Красную книгу СССР, как правило, имеют причудливую форму, окраску или большие размеры. Многие из них не представляют пищевой ценности, но собираются именно по причине их необычности. Может быть их редкость и исчезновение непосредственно связаны с этим. Не надо их срывать и выбрасывать, ведь можно полюбоваться диковинным грибом и на месте их произрастания, не уничтожая!

А теперь подробнее познакомимся с краснокнижными грибами. Сморчок степной имеет яйцевидно-шаровидную до шаровидной шляпку размером до 25 см, сросшуюся с ножкой буровато-сероватого цвета, покрытую сетью неправильно-прямоугольных ячеек. Ножка цилиндрическая, складчатая, серовато-белая высотой до 15 см и толщиной

8—10 см. Растет в апреле-мае в злаково-луговых степях Украинской, Казахской, Узбекской, Таджикской и Туркменской ССР и в Ростовской области.

Русский черный трюфель образует клубневидные плодовые тела черно-бурого цвета, покрытые твердыми бородавками и выступами размером до 8 см. На срезе имеет ячеистую структуру, обладает типичным грибным запахом. Растет в дубово-грабовых, дубово-буковых и дубовых изреженных лесах Закарпатья, Крыма, Черноморского побережья Кавказа, в лесостепях Украинской ССР (июль—сентябрь). Для большего распространения трюфеля и увеличения его численности можно применить разработанную во Франции методику культивирования в природных условиях. Причиной исчезновения вида считается его неумеренный сбор как ценного в пищевом отношении гриба.

Чешуйница древесинная имеет выпуклую густоворсисто-чешуйчатую шляпку желтого или рыже-бурого цвета размером до 9 см. Пластинки белые. Ножка до 9 см высотой, одноцветная со шляпкой, паутинисто-хлопьевидночешуйчатая. Растет на гнилой, часто замшелой древесине березы с конца июля до середины сентября в равнинных и горных кедровых и кедрово-широколиственных лесах. Отмечена единичными экземплярами в районе Телецкого озера (Алтайский край), на севере Красноярского края, в лесах Прибайкалья и на юге Приморского края.

Лейкоагарик длиннокорневой имеет плоско-выпуклую, к старости распростертую шляпку (диаметром до 15 см) грязно-серо-буроватого цвета (по краю почти кремовая), покрытую крупными чешуйками и войлоком. Пластинки вначале белые, потом кремоватые, тонкие и частые. Ножка (5—8 см) цилиндрическая, суживающаяся книзу, сверху беловато-кремового, а к основанию коричневого цвета, при надавливании темнеет. Растет единичными экземплярами на полях, пашнях, в каменистых пустынях на высоте 600—1500 м с июня по октябрь. Встречается в Армянской, Украинской (юг), Узбекской (Ташкентская область) ССР.

Гриб-зонтик девичий имеет вначале шаровидную, затем зонтиковидную белую шляпку (диаметр до 10 см), покрытую белыми треугольными отстающими от поверхности чешуйками. Пластинки тонкие, частые, в молодости белые, потом светло-розовые. Ножка тонкая, до 12 см высотой, цилиндрическая, к основанию клубневидная грязно-белого, с возрастом коричневого цвета, с широким подвижным кольцом. Пластинки от прикосновения становятся грязно-коричневыми. Растет на почве как гумусный сапротроф в

хвойных и хвойно-широколиственных лесах Прибалтики, Украины, Приморского края и о-ва Сахалин (юг) в августе—сентябре.

Цезарский (кесарев) гриб имеет в молодости почти шаровидную, к старости — плоско-выпуклую, голую, оранжево-желтую или красную шляпку даиметром до 20 см. Пластинки толстые, частые, очень широкие, желтые. Ножка (8—15 см) булавовидная, желтая, мелкобородавчатая с широким, тонким желтым кольцом. Растет в буково-грабово-каштановых и дубовых лесах Закарпатья, Крыма, Кавказа, а также на юге Приморского края и о-ва Сахалин. Относится к микоризообразователям дуба. Интенсивно собирается населением как ценный съедобный гриб, чем и объясняется уменьшение его численности и редкая встречаемость.

Мухомор щетинистый имеет вначале шаровидную, затем распростертую беловатую (в центре светло-охряную) шляпку диаметром до 7 см, покрытую выпуклыми пирамидальными, грязно-белыми бородавками. Пластинки широкие, желтовато-зеленоватые. Ножка клубневидно-утолщенная у основания высотой до 8 см, белая, книзу покрыта концентрическими рядами белых бородавок. Мякоть с неприятным запахом, беловатая с зеленоватым оттенком. Кольцо тонкое, белое, широкое, снаружи полосатое, внутри хлопьевидное. Образует микоризу с березой, растет в березово-осиновых лесах нижнего пояса гор в Азербайджанской и Казахской ССР.

Филлотопсис слабогнездящийся обнаружен на древесине платана единственный раз в реликтовой платановой роще Армении. Относится к группе ксилотрофов. Шляпка боковая (6—10×4—5 см) почти плоская, шиповато-чешуйчатая по краю и голая в центре, белого цвета с мясо-красным оттенком, в месте прикрепления к субстрату беловойлочная. Пластинки широкие, розовые, лучеобразно расходящиеся. Поскольку на территории СССР больше нигде не обнаружен, рекомендуется полностью заповедовать местообитание гриба.

Шишкогриб хлопьеножковый имеет шляпку, густо покрытую черепитчато-расположенными, приподнимающимися крупными, буро-черными чешуйками, диаметр ее 6—7 см. Трубочки приросшие или нисходящие длиной 1—3 см, сначала беловато-сероватые, затем серые до темно-коричневых, поры крупные, угловатые. Ножка (до 15 см высотой) серо-коричнево-черного или черного цвета с хлопьевидными чешуйками и сероватым, быстроисчезающим

кольцом. Мякоть серовато-белая, на разрезе сначала краснеющая, потом чернеющая. Относится к группе гумусовых сапротрофов. Растет в лиственных, сосновых, широколиственных и хвойно-широколиственных лесах на всей территории СССР (Прибалтика, Украина, Кавказ, Приморский край). Несмотря на широкое распространение, встречается единичными экземплярами не каждый год.

Рогатик пестиковый имеет широкобулавовидное плодовое тело высотой до 15 см желто-охряно-красноватого цвета, продольно-морщинистое. Основание булавы беловойлочное. Ткань плотная, губчатая, белая, на изломе окрашивается в пурпурно-буроватый цвет. Относится к группе гумусовых сапротрофов, растет на почве в лиственных, хвойных и смешанных лесах. Распространен по всей лесной зоне СССР, но встречается единичными экземплярами с августа по ноябрь.

У ежевика коралловидного плодовое тело до самого основания древовидно-разветвленное, мясистое, белое, с розоватым или желтоватым оттенком, все усаженное шипиками длиной около 1 см, прямыми или слегка изогнутыми. Главные ветви толщиной до 1 см, от них отходит более тонкие, сильноразветвленные, расходящиеся во все стороны веточки. Относится к группе ксилотрофов, растет на древесине (разной степени разложения) березы, липы, бука, пихты с августа по октябрь. Грифола курчавая, гриб-баран. Плодовое тело состоит из повторно ветвящихся пеньков, исходящих из общего основания и переходящих на концах в черепитчато-расположенные круглые шляпки диаметром 1,5—4 см. На одном плодовом теле насчитывается до 200 и более палево-охристых или серых мелкочешуйчатых или серловолокнистых, вдавленных посередине, шляпок. Трубочки белые, короткие (до 2 мм), нисбегающие на ножку, поры очень мелкие. Гриб достигает диаметра до 50 см и до 4 кг веса. Растет у основания стволов или на отмершей древесине бука, дуба, граба, клена, реже пихты и ели в широколиственных и смешанных лесах европейской части СССР, на Кавказе и Полярном Урале, а также в Казахстане.

Спарассис курчавый, грибная капуста. Плодовое тело почти шаровидное диаметром до 35 см, многократноразветвленное, мясистое, достигающее 10 кг веса. От малозаметной, толстой, темной ножки отходят волнистые, роговидные лопасти, по краю извилистые, беловато-кремовато-желтоватого цвета. Относится к группе сапротрофных или слабопатогенных ксилотрофов. Встречается чаще всего у основа-

ния стволов хвойных пород — сосны, кедра, ели, пихты, лиственницы. Распространен довольно широко, но с единичной встречаемостью в Прибалтике, Белоруссии, на Украине, в Хабаровском, Красноярском и Приморском краях, а также в лесах Крыма и Кавказа.

Решеточник красный имеет в молодости шаровидное или яйцевидное плодовое тело высотой до 10 см, с тонким исчезающим наружным слоем оболочки и толстым студенистым внутренним слоем. Зрелое плодовое тело представляет собой сетчатое, куполообразное образование без ножки, снаружи красного, внутри зеленовато-оливкового цвета. Петли сетки эллиптические, округлые или многоугольные. Растет на почве единичными экземплярами в широколиственных лесах Крыма и Закавказья, Прибалтики, а также в окрестностях Москвы и Ленинграда. Образует плодовые тела не ежегодно.

Цветохвостник веретеновидный, такое же фантастическое образование, как и предыдущий гриб. Они похожи скорее на цветы. Молодое плодовое тело его яйцевидное или шаровидное, закрытое белой оболочкой, которая впоследствии разрывается лопастями и остается у основания ножки, короткой, ячеистой и полой. От нее отходят от 3 до 8 лопастей, сросшихся сверху, отчего гриб приобретает веретеновидный вид. Лопасти снаружи белые, а затем розовато-красные, изнутри — оливковые или почти черные. Общая высота гриба до 6,5 см. Имеет неприятный запах, не грибной, впрочем, как и предыдущий вид. Растет на гумусной почве или гниющей древесине в лиственных лесах Крыма, Закавказья, юга Приморского края. Встречается единичными экземплярами не ежегодно.

Диктиофора сдвоенная, сетконоска. Молодое плодовое тело яйцевидное или шаровидное диаметром 4—5 см, покрытое желтовато-коричневатой оболочкой, с мицлиальным шнуром у основания. Из растрескивающейся ножки вырастает цилиндрическая, полая, грязновато-белая ножка высотой до 20 см, на вид пористая. Шляпка ребристо-сетчатая, коническая, с воротничкововидным диском на вершине, в зрелости слизистая, оливково-зеленая. От места прикрепления шляпки с ножкой отходит сетчатое образование, спускающееся до половины или до конца ножки желтовато-белого или буровато-белого цвета. Гриб имеет неприятный запах. Растет в лиственных и смешанных лесах на богатой гумусом почве или на гниющей древесине с июля по сентябрь. Единичные находки гриба отмечены в Белгородской и Московской областях, в лесах Литовской и Украинской ССР, в Красноярском и Приморском краях, в Забайкалье и в Средней Азии.

Мутинус собачий в молодом виде так же, как и предыдущие виды, представляет собой яйцевидное образование диаметром 2—3 см, покрытое белой оболочкой, которое разрывается на 2—3 лопасти, сохраняющиеся у основания ножки. Шляпки у гриба нет, и он похож на заостренную кверху ножку губчатой консистенции, полую внутри, оранжево-желтовато-красноватого цвета, на самом верху окраска бледно-красная, покрытая оливково-зеленой слизью, издающей резкий неприятный запах. Растет гриб в лиственных лесах на гумусированной лесной почве или гниющих остатках древесины. Распространен в Прибалтике, Крыму, на Кавказе, в Приморском и Хабаровском краях, Западных Саянах. Встречается обычно группами из 5—6 экз.

Феллориния шишковатая тоже мало похожа на гриб в нашем понимании, как и предыдущие грибы-цветы. Ее плодовое тело высотой до 25 см и шириной 20 см разделено на хорошо выраженную ножку и шляпку, состоящую из многочисленных (4—5 и более) граней наслоений конической формы желтовато-кремоватого цвета. Характерно чередование кремовых и желтовато-оранжевых зон. Ножка вверху в 3 раза шире, чем внизу желтоватая и деревянистая.

Гриб обнаружен на солончаках и в саксаульниках республик Средней Азии и Казахстана. Встречается небольшими группами, но очень редко. Занесен в Красную книгу Казахской ССР.

Многие из перечисленных видов, к счастью, встречаются в заповедниках, где принимаются меры к их охране. Для других редких видов грибов необходимо устраивать специальные микологические заказники, создавать искусственные посадки грибов с учетом главного принципа — подбора мест с максимальной идентичностью экологических условий тем условиям, из которых взято плодовое тело гриба для интродукции.

Для сохранения генофонда краснокнижных видов грибов необходимо выделение, поддержание и хранение их в коллекциях чистых культур микроорганизмов. Культуры некоторых видов грибов, занесенных в Красные книги СССР и союзных республик, уже хранятся в отечественных коллекциях. Несколько видов включены в каталоги коллекций США, ГДР, ЧСФР, Нидерландов, ФРГ, Польши, Японии, Норвегии.

Не менее важным, чем сохранение краснокнижных видов, является охрана грибовищ в естественных условиях. Неумеренный сбор грибов, особо ценных в пищевом отношении, антропогенное воздействие на среду их обитания приводят к истощению грибных ресурсов и выпадению некоторых видов съедобных грибов, особенно вблизи крупных городов.

Итак, если читатели этой книги получили представление о разнообразии грибов-макромицетов, об их экологических и биологических особенностях, о роли, которую они играют в природных и особенно лесных сообществах, то автор будет считать свой долг выполненным.

Литература

Васильков Б. П. Съедобные и ядовитые грибы средней полосы европейской части СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948.

Васильева Л. Н. Съедобные грибы Дальнего Востока. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1971.

Горленко М. В., Гарибова Л. В., Сидорова И. И. и др. Все о грибах. М.: Лесн. пром-сть, 1986.

Дудка И. А., Вассер С. П. Грибы. Киев: Наук. думка, 1987. Жизнь растений / Под ред. проф. М. В. Горленко. М.: Просвещение, 1976. Т. 2.

Жуков А. М., Миловидова Л. С. Грибы – друзья и враги леса. Новосибирск: Наука, 1980.

Сержанина Г. И., Яшкин И. Я. Грибы. Минск: Наука и техника, 1986.

Шубин В. И. Грибы карельских лесов. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1965.

Цирюлик А. В., Шевченко С. В. Грибы лесных биогеоценозов. Киев: Выща шк., 1989.

Содержание

От автора 3
В царстве грибов 5
Грибы: животные или растения? 10
Экологические группы грибов 12
Симбиотрофные макромицеты (микоризообразователи) 14
Сапротрофные макромицеты 18
Дереворазрушающие грибы – ксилотрофы 22
Другие экологические группы макромицетов 24
География грибов 27
Грибы разных лесов 32
Урожаи грибов и их цикличность 41
Лес — среда обитания грибов 52
«Бабье лето» 70
Химия грибов 72
Грибы в народном хозяйстве 76
Охрана и воспроизводство грибных ресурсов 79
Литература 95

Научно-популярное издание

Бурова Лидия Григорьевна

ЗАГАДОЧНЫЙ МИР ГРИБОВ

Утверждено к печати редколлегией серии
«Научно-популярная литература» Академии наук СССР

Редактор издательства Р. Л. Цыбульская
Художник Б. К. Шаповалов
Художественный редактор И. Д. Богачев
Технический редактор Н. П. Переверза
Корректоры Р. С. Алимова, Л. А. Лебедева

ИБ № 39941

Сдано в набор 10.09.90. Подписано к печати 26.04.91. Формат 84×108 1/32
Бумага этикеточная. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 5,04. Усл. кр. отт. 5,46. Уч.-изд. л. 5,4. Тираж 50 000 экз.
Тип. зак. 749. Цена 2 руб.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6